

Vergleichend-morphologische Untersuchungen am Verdauungstrakt von Cichliden (Perciformes, Pisces) zur Abklärung ihrer systematischen Stellung

Inaugural-Dissertation

zur Erlangung der philosophischen Doktorwürde

vorgelegt der

Philosophischen Fakultät II

der

Universität Zürich

von

Felix Zihler

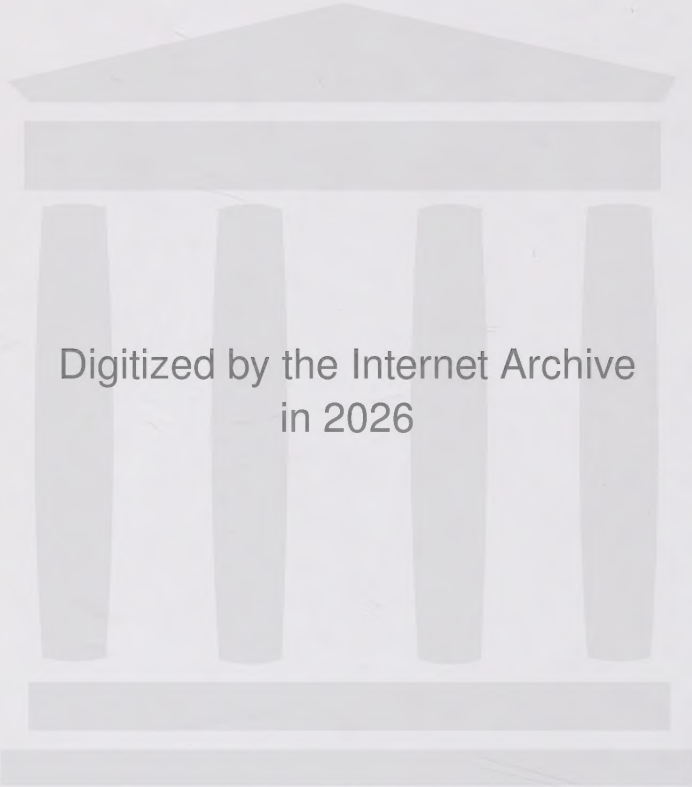
von Zürich und Mauensee/LU

Begutachtet von Herrn Prof. Dr. V. Ziswiler

Zürich 1981

W. Schneider, Druckerei, Zürich

1982



Digitized by the Internet Archive
in 2026

Vergleichend-morphologische Untersuchungen am Verdauungstrakt von Cichliden (Perciformes, Pisces) zur Abklärung ihrer systematischen Stellung

Inaugural-Dissertation

zur Erlangung der philosophischen Doktorwürde

vorgelegt der

Philosophischen Fakultät II

der

Universität Zürich

von

Felix Zihler

von Zürich und Mauensee/LU

Begutachtet von Herrn Prof. Dr. V. Ziswiler

Zürich 1981

W. Schneider, Druckerei, Zürich



I N H A L T

A	EINLEITUNG	1
B	DANKSAGUNG	3
C	MATERIAL UND METHODEN	4
	a) Untersuchungsmaterial	4
	b) Fixierung für die Histologie	4
	c) Situspräparation	5
	d) Uebersichtspräparate für die Darstellung von Innen- Oberflächenstrukturen von Verdauungstrakten	5
	e) Vermessung	6
	f) Behandlung der Messwerte	6
	g) Histologie, Schleimfärbungen	7
	h) Nomenklatur	12
D	ERGEBNISSE	13
	1. Situs-Ontogenese	13
	a) <i>Cichlasoma nigrofasciatum</i>	13
	b) " <i>Haplochromis</i> " <i>elegans</i>	14
	c) " <i>Haplochromis</i> " <i>nigripinnis</i>	14
	2. Situs (sub-) adulter Cichliden	15
	3. Situs weiterer Perciformes	19
	4. Darm-Gewichtslängen in der Cichliden-Ontogenese	21
	5. Darm-Gewichtslängen (sub-) adulter Cichliden	22
	6. Schleimhautreliefs bei Cichliden-Verdauungstrakten	23
	7. Histologie und epitheliale Schleime	25
	a) Oesophagus	25
	b) Magen	27
	c) Darm	28
E	DISKUSSION	30
	1. Der Cichliden-Verdauungstrakt als morphologische Grundlage der Ernährungsradiation	30

2. Adaptive Einflüsse	32
a) Körperform	32
b) Ernährung	32
c) Wachstum während der Individualentwicklung	36
3. Familientypische Merkmale	37
a) Situs	37
b) Oberflächenrelief	39
c) Histologie	39
d) Epitheliale Schleime	40
4. Intrafamiliäre Gliederung	41
5. Abstammung der Cichliden von anderen Perciformes	42
F ZUSAMMENFASSUNG	44
G LITERATUR	47
ABBILDUNGEN	55
TABELLEN	72
TAFELN	87

A E I N L E I T U N G

Die Cichlidae (Buntbarsche) stellen mit ca. 700 beschriebenen und über 1000 geschätzten Species eine der artenreichsten Fischfamilien dar. Sie weist eine weite Verbreitung in Süssgewässern von Süd- und Mittelamerika, Afrika, Asien und Madagaskar auf. Nur wenige Arten verbringen einen Teil ihres Lebens in der Brackwasserzone. Verschiedene Untersuchungen haben gezeigt, dass speziell die Cichliden der grossen afrikanischen Seen eine erstaunliche Vielfalt der Ernährungsweise besitzen. Als Nahrungsgrundlage können dienen: Mollusken, Insekten, höhere Pflanzen, Algen, Fischeier, Fischembryonen, Jungfische, grössere Fische, Crustaceen, Phytoplankton, Zooplankton, Schuppen und Flossen anderer Fische, Schwämme, Detritus etc. Diese Cichliden besetzen in den afrikanischen Seen praktisch alle verfügbaren ökologischen Nischen (Poll, 1956; Greenwood, 1974; Fryer und Iles, 1972; Lowe-McConnell, 1974; Barel et al., 1976; Barel et al., 1977; Witte, 1981; van Oijen et al., 1981; Witte und Witte-Maas, 1981; Hoogerhoud und Witte, 1981).

Subtile vergleichend morphologische Untersuchungen (Barel et al., 1976; Hoogerhoud und Barel, 1978) haben bei den Organen der Nahrungsaufnahme im Kopfbereich ernährungsadaptive Spezialisierungen aufgedeckt.

Neben den Organen der Nahrungsaufnahme und -verarbeitung besitzt auch die Kiemenregion adaptiven Charakter (Galis und Smit, 1979; Galis und Barel, 1980).

Für Vögel wurde nachgewiesen, dass der Verdauungstrakt ein Organsystem von bedeutendem taxonomischem Wert ist, indem gewisse Strukturen eine hohe Konstanz der Merkmale aufweisen. Andere, ernährungsadaptive Merkmale liefern Hinweise zur Aufdeckung von Evolutionstrends (Ziswiler 1967 a,b; Ziswiler et al., 1972; Güntert, 1980; Oelhafen, 1981).

Ueber Grobmorphologie und Histologie des Verdauungstraktes der Fische - Cichliden allerdings ausgeschlossen - existiert ein umfangreiches Schrifttum (Jakobshagen, 1913; Suyehiro, 1942; Bullock, 1967; Mehrotra und Khanna, 1969; Bucke, 1971; Krementz und Chapman, 1975; ältere Literatur zusammengefasst in Barrington, 1957). Es zeigt sich eine unerhörte Vielfalt in der Ausbildung des Verdauungstrakt-Situs, währenddem der histologische Aufbau bei allen untersuchten Fischgruppen ähnlich ist.

Einen interessanten Versuch unternahmen Reifel und Travill (1977, 1978b, 1979) und Nalavade und Varute (1976). Sie versuchten aufgrund von Schleimfärbungen Auskünfte über mögliche Einflüsse der Ernährungsweise auf die Histologie zu erhalten.

Mit ähnlicher Methodik konnten Labhart und Ziswiler (1979) verwandtschaftliche Beziehungen innerhalb der Cyprinodontiden finden.

Ziel der vorliegenden Arbeit ist es, bei einer repräsentativen Anzahl von Cichliden die grobmorphologischen Merkmale des Verdauungstrakt-Situs und der Innenoberfläche festzuhalten und zu vergleichen. Weiter soll die Histologie und Schleimcharakteristik im Detail untersucht werden. Die erhaltenen Ergebnisse sollen dazu verwendet werden, die verwandtschaftlichen Zusammenhänge innerhalb Cichliden zu erhellen und ihre systematische Stellung innerhalb der Perciformes abzugrenzen. Wo möglich werden die Befunde funktionell interpretiert, um somit zum Verständnis der adaptiven Radiation und der evolutionen Differenzierung der Cichliden beizutragen.

B D A N K S A G U N G

Vielen Personen schulde ich Dank für Hilfe, die sie meiner Arbeit zukommen liessen.

Herrn Prof. Dr. V. Ziswiler, unter dessen Leitung diese Arbeit entstanden ist, danke ich für sein wohlwollendes Interesse und seine Hilfe. Die Arbeit wurde ausgeführt am Zoologischen Museum der Universität Zürich im Rahmen eines Forschungsprogrammes von Herrn Prof. Dr. V. Ziswiler, das unterstützt wird vom Schweizerischen Nationalfonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung.

Herr Dr. C.D.N. Barel (Zoolog. Laboratorium der Rijksuniversiteit Leiden, Holland) verschaffte mir den grössten Teil der untersuchten Haplochrominen und unterstützte mich auch während eines Aufenthaltes in Leiden auf grosszügigste Weise. Zusätzlich möchte ich ihm danken für viele nützliche Diskussionen und für die minuziöse Korrektur der verschiedenen Manuskripte.

Meinem Vater schulde ich Dank für die Ueberlassung aller anderen in dieser Arbeit verwendeten Fische.

Die meisten Zeichnungen wurden mit grossem Geschick von Herrn Rolf Cigler angefertigt.

Frau M.L. Häusermann hat mit viel Geduld die fotografischen Arbeiten ausgeführt.

Frau Dr. Maria Oelhafen danke ich für ermunternde Diskussionen und viele Hinweise.

Grossen Dank schulde ich auch meiner Frau Sylvia, die geduldig die verschiedenen Manuskript-Fassungen ins Reine tippte.

C M A T E R I A L U N D M E T H O D E N

a) Untersuchungsmaterial

Für die vorliegende Untersuchung wurden 66 Cichlidenarten mit zusammen über 250 Individuen untersucht. Zusätzlich wurden zu Vergleichszwecken 16 Arten aus acht anderen Familien der Perciformes in 33 Exemplaren verarbeitet.

Von 27 Cichliden aus 17 Arten wurde der Verdauungstrakt sowohl konventionell-histologisch als auch auf Charakteristik ihrer epithelialen Schleime hin untersucht. Bei *Cichlasoma nigrofasciatum*, *Astronotus ocellatus* und *Pelvicachromis pulcher* wurde zusätzlich der Einfluss verschieden langer Fastenzeiten auf die Histostruktur geprüft.

Für histologische Präparationen wurden nur frisch getötete und sofort formolfixierte Individuen verwendet.

Für Situs-Untersuchungen und bedingt Untersuchungen der Verdauungstrakt-Oberflächenstrukturen bringen auch in toto alkohol- oder formolfixierte Tiere befriedigende Resultate.

Das Untersuchungsmaterial bestand aus direkt am Fangort fixierten Wildfangtieren und aus vom Aquarienhandel bezogenen Wildfang- und Nachzuchttieren.

b) Fixierung für die Histologie

Um pH-bedingte Artefakte zu vermeiden, wurde ausschliesslich mit vierprozentigem, mit Phosphatpuffer auf pH 7 stabilisiertem Formol gearbeitet (nach Lillie; in Romeis 1968).

Die Fische wurden unmittelbar nach dem Töten eröffnet, der Enddarm durchgeschnitten und eine feine Spritze in den vorderen Darmabschnitt eingestochen. Unter sanftem Druck wurde der ganze Verdauungstrakt durchgespült und fixiert.

c) Situspräparation

Der Verdauungstrakt der fixierten Tiere wurde hinter dem letzten Kiemenbogen und am Enddarm durchgeschnitten und als Ganzes aus der Bauchhöhle gehoben. Die Fixierung erhöht die Konsistenz des Verdauungstraktes und erleichtert damit die präparative Arbeit unter Wasser. Die Mesenterien wurden weggezupft.

Der ganze Verdauungstrakt wurde für einige Sekunden in ein-prozentige Methylenblaulösung eingelegt, in destilliertem Wasser abgespült und auf einem hellen Untergrund mit einem Zeiss-Tessovar-Photobinokular von dorsal, ventral, lateral links und rechts fotografiert. Von den meisten Verdauungs-trakten wurden vergrößerte Plastilin-Modelle hergestellt.

d) Uebersichtspräparate für die Darstellung von Innen-Ober-flächenstrukturen von Verdauungstrakten

Da die Innen-Oberflächenstrukturen der meist sehr kleinen Objekte ohne Färbung kaum sichtbar sind, wurde eine Färbemethode mit Methylenblau entwickelt. Die fixierten Verdauungs-trakte werden in einem hellen Wachsschälchen in destilliertem Wasser längs aufgeschnitten, ausgebreitet und festgenadelt. Mit einem feinen Pinsel und sanftem Wasserstrahl aus einer Pipette werden lockere Schleim- und Nahrungsreste entfernt. Dann wird das Wasser abgeschüttet und die Präparate je nach-dem mit einer 0,5 - 2-prozentigen Methylenblaulösung bedeckt (Färbedauer variiert je nach Präparat). Mit mehrmaligem Putzen und Wiederfärben lassen sich die Schleimreste bis auf das Epithel abtragen. Methylenblau färbt nur die Falten-spitzen blau an, währenddem darunterliegende Regionen wenig oder gar nicht gefärbt werden. Dies verbessert den Kontrast der Strukturen erheblich. Da die von solchen Präparaten ge-

machten Fotografien wie Negativbilder aussehen, werden zur Verbesserung des plastischen Eindrucks am besten Fotografien mit einem Schwarz-Weiss-Diafilm (z.B. Agfa Dia-Direkt, 16 DIN) gemacht. Die davon hergestellten Abzüge zeigen dann die Vertiefungen dunkel, die Spitzen hell.

e) Vermessung

Vor der Situspräparation wurde die Gesamtlänge (L), die Standardlänge (SL), die grösste Höhe (H) und das Gesamtgewicht (G) der formolfixierten Fische bestimmt. Bei alkoholfixierten Fischen wurde zu Vergleichszwecken das Gesamtgewicht von alkoholfixiertem Material genommen. Dann wurden die Tiere 6-8h in fliessendem Wasser gewässert, in 4 % Formol nachfixiert und das Gesamtgewicht wieder bestimmt. Die Gewichtszunahme betrug durchschnittlich 3,5 %. Nach der Situs-Präparation wurde die Darmlänge (DL) gemessen. Als wenig aussagekräftig haben sich Magenmessungen erwiesen, da der Magen je nach Füllungsgrad auf ca. das 3-fache gedehnt wird. Aus dem gleichen Grund wurde auf das Messen von Organ-Durchmessern verzichtet.

f) Behandlung der Messwerte

Die Körperform und absolute Körpergrösse der untersuchten Cichlidenformen variiert stark. Um die Messwerte vergleichbar zu machen, müssen sie deshalb transformiert werden. Recht ungünstig erscheint mir die in der Literatur allgemein übliche "relative Darmlänge", bei welcher die in mm gemessene Darmlänge durch die in mm gemessene Standardlänge dividiert wird. Mit so erhaltenen Werten wird nicht berücksichtigt, dass es extrem hochrückige und extrem langgestreckte Cichlidenformen gibt. Noch weniger brauchbar ist ein Wert, bei dem die Darmlänge durch die Gesamtlänge dividiert wird (Reifel und Travill, 1978, a).

Als günstigste Transformationsgrösse erweist sich die "Gewichtslänge" GL (in Anlehnung an Rensch, 1948). Die Leistungsfähigkeit des Darmes eines Tieres, und somit unter anderem auch die Darmlänge, ist abhängig vom zu versorgenden Körpervolumen. Dieses dreidimensionale Mass kann durch Ziehen der Kubikwurzel auf eine Dimension reduziert werden:

$$GL = \frac{\text{Darmlänge (cm)}}{\sqrt[3]{\text{Volumen (cm}^3\text{)}}}$$

Da bei Fischen approximativ ein spezifisches Gewicht von 1 angenommen werden kann, kann Volumen = Gewicht gesetzt werden:

$$GL = \frac{\text{Darmlänge (cm)}}{\sqrt[3]{\text{Gewicht (Gramm)}}} = \frac{\text{Darmlänge (mm)}}{10 \cdot \sqrt[3]{\text{Gewicht (Gramm)}}}$$

g) Histologie, Schleimfärbungen

Nach den herkömmlichen Methoden wurden mit einem Jung-Tetrande Paraffinschnitte von vier bis zehn μm Dicke angefertigt. Um möglichst vergleichbare Resultate zu erhalten, wurden auf demselben Objektträger Quer- oder auch Längsschnitte durch folgende sieben Regionen aufgeklebt: Oesophagus proximal und distal; Magen proximal und distal; Darm proximal, medial und distal. Mit allen histologisch untersuchten Cichliden wurden jeweils dieselben Färbungen am gleichen Tag in den gleichen Färbelösungen durchgeführt.

Für Uebersichtspräparate wurde mit Hämalaun-Eosin und mit der Massonschen Trichromfärbung nach Goldner (Romeis, 1968) gefärbt. Für besseren Kontrast wurde diesen Färbungen jeweils eine Alciangelb-, unter Umständen auch Alcianblaufärbung bei pH 2,5 vorausgeschickt.

Die epithelialen Schleime können in neutrale und saure Mucopolysaccharide unterteilt werden. Bei den sauren Mucopolysacchariden kann weiter zwischen stärker sauren Sulfomucinen und Sialomucinen (=Carboxymucinen) unterschieden werden. Die Acidität der Sulfomucine wird durch Sulfatgruppen, die der Carboxymucine durch Carboxyl-Gruppen bewirkt. Die neutralen Mucopolysaccharide besitzen keine sauren Gruppen, sind jedoch reich an vicinalen Hydroxylgruppen. Für Details der Schleim-Nomenklatur siehe Spicer, 1965.

Für die Differenzierung der Schleime gelangten folgende Färbungen zur Anwendung:

- 1) PAS-Färbung (Perjodsäure-Schiff-Reaktion) nach Romeis, 1968.

Entgegen der weitverbreiteten Meinung werden durch PAS nicht nur neutrale Mucopolysaccharide, sondern - dank ihres Gehaltes an vicinalen Hydroxylgruppen - auch die meisten Sialo- und Sulfomucine lila angefärbt.

- 2) Alcianblaufärbung bei pH 1.0 (=AB 1.0) oder bei pH 2.5 (=AB 2.5) nach Mowry, 1956; Lev und Spicer, 1964.

Verwendet wurde 0,5 % Alcianblau 8GX und 8GS in 0.1 n HCl (pH 1.0) respektive 3 % Essigsäure (pH 2.5). Die Färbedauer betrug 10 - 30 Minuten.

Bei pH 1.0 färben sich nur die Sulfomucine blau, währenddem Sialomucine ungefärbt bleiben. Bei pH 2.5 färben sich sowohl Sulfo- als auch Sialomucine intensiv blau.

Wegen der starken Affinität des Alcianblaus zu Sialomucinen würden diese nach einer Färbung in AB 1.0 beim nachfolgenden Auswaschen in Wasser trotzdem gefärbt. Lev und Spicer (1964) empfehlen, die Schnitte vor dem Eintauchen in Wasser zuerst antrocknen zu lassen. Viel sicherer ist das von mir durchgeführte Abspülen in drei Portionen 0.1 n HCl, bevor in Leitungswasser übergegangen wird.

Gleich wie Alcianblau verhalten sich das naturgemäss weniger intensiv färbende Alciangelb GXS und auch Alciangrün 3 BX.

- 3) Alcianblau pH 1.0/Alciangelb pH 2.5 (=AB 1.0/AG 2.5) oder Alciangelb pH 1.0/Alcianblau pH 2.5 (=AG 1.0/AB 2.5)

Speziell bewährt hat sich die von mir entwickelte erste Version, bei der nach Färbung in AB 1.0 und dreimaligem Spülen in 0.1 n HCl die Schnitte für 10 - 30 Minuten in einer 0,5 % Alciangelblösung gefärbt werden. (Zur Herstellung dieser Färbelösung werden 0,5 % Alciangelb GXS in 3 % Essigsäure gelöst, aufgekocht und nach Erkalten filtriert.) Sulfomucine erscheinen je nach Sulfationsgrad blau, grün oder grünlich-gelb, währenddem Sialomucine rein gelb gefärbt sind.

- 4) Alcianblau pH 1.0/PAS (=AB 1.0/PAS) nach Spicer et al., 1967.

Sulfomucine färben sich violett bis dunkelblau, neutrale Mucopolysaccharide und Sialomucine bleiben lila.

- 5) Alcianblau pH 2.5/PAS (=AB 2.5/PAS) nach Mowry und Winkler, 1956; Spicer, 1963.

Sialo- und Sulfomucine reagieren stark violett oder dunkelblau, neutrale Mucopolysaccharide lila.

- 6) Aldehydfuchsin (=AF) nach Gomori, 1950; Spicer und Meyer, 1960; Pearse, 1968.

Entgegen der im Rezept angegebenen Färbedauer reichen bereits fünf Sekunden aus. Kombination mit Alcianblau pH 2.5 ist m.E. ungünstig.

Aldehydfuchsin färbt Sulfomucine stark violett an. Sialomucine reagieren nach meinen Erfahrungen auch violett, jedoch schwächer. Neutrale Mucopolysaccharide bleiben ungefärbt.

- 7) High iron diamine (=HID) nach Spicer, 1965; ausgeführt nach Pearse, 1968.

Sulfomucine werden nach einer Färbedauer von ca. 30 Stunden grau bis schwarz angefärbt.

- 8) Azur A bei pH 1.0; pH 2.0; pH 4.0 (AA 1.0, AA 2.0, AA 4.0) in 0.02 % Lösung, nach Spicer et al., 1967; ausgeführt nach Pearse, 1968.

Bei pH 1.0 und 2.0 färben sich nur Sulfomucine metachromatisch violett. Bei pH 4.0 reagieren Sulfomucine metachromatisch violett, Sialomucine orthochromatisch blau oder metachromatisch violett. Allerdings können diese Farbreaktionen durch das anschliessende Entwässern stark verändert werden, was die Interpretation der Resultate erschwert.

- 9) Alcianblau pH 5.6 mit 0.2 m, 0.4 m, 0.8 m Magnesiumchlorid (=AB 5.6-0.2 m/AB 5.6-0.4 m/AB 5.6-0.8 m) nach Scott und Dorling, 1965.

Bei niederen Salzkonzentrationen färben sich alle sauren Mucopolysaccharide, währenddem bei höheren Salzkonzentrationen nur Sulfomucine reagieren. Erwähnenswert ist, dass diese Färbemethode nur mit dem leichter löslichen Alcianblau 8 GS funktioniert.

10) Methylierungen

- Milde Methylierung/Alcianblau pH 2.5 (= m. Meth./AB 2.5) nach Fisher und Lillie, 1954; Spicer, 1960, 1967.

Methylierung in 99 ml Methanol und 1 ml HCl conc. für 4 h bei 37 °C.

- Aktive Methylierung/Alcianblau pH 2.5 (= a. Meth./AB 2.5) nach Fisher und Lillie, 1954; Spicer, 1960, 1967.

Methylierung in derselben Lösung für 4 h bei 60 °C.

- Aktive Methylierung/Verseifung/Alcianblau pH 2.5 (= a.Meth./KOH/AB 2.5)

Die Verseifung erfolgte in 0,8 % Kalilauge in 70 % Alkohol während 30 - 60 Minuten.

Das lästige Abschwimmen der Schnitte nach der Verseifung kann nach meinen Versuchen vermieden werden, indem die Präparate sehr sorgfältig ins Wasser zurückgebracht werden (Alkohol 70 % $\rightarrow$ 60 % $\rightarrow$ 50 % $\rightarrow$ 40 % $\rightarrow$ 30 % $\rightarrow$ 20 % $\rightarrow$ 15 % $\rightarrow$ 10 % $\rightarrow$ 5 % $\rightarrow$ Wasser).

Durch milde Methylierung verlieren Sialomucine, durch aktive Methylierung alle sauren Mucopolysaccharide ihre Alcianophilie. Durch Verseifung erlangen Sialomucine ihre Alcianophilie wieder zurück, währenddem dies bei Sulfomucinen irreversibel ist. Zumindest bei Fisch-Verdauungstraktschleimen können Methylierungen zu widersprüchlichen Resultaten führen.

- 11) Saure Hydrolyse/Alcianblau pH 2.5 (s. Hy./AB 2.5) nach Spicer et al., 1967.

Sie wurde durchgeführt bei 60 °C in 0.1 n Schwefelsäure während 3 h. Sialomucine verlieren ihre sauren Eigenschaften und somit auch ihre Alcianophilie, währenddem Sulfomucine meist unverändert bleiben.

- 12) Enzym-Verdauungsexperimente

- Hyaluronidase/Alcianblau pH 2.5 (=Hy/AB 2.5) nach Spicer et al., 1967; Reifel und Travill, 1977, 1978b, 1979.

Allfällige Hyaluronsäuren, die ähnliche färberische Eigenschaften wie Mucopolysaccharide aufweisen, wurden durch Inkubation für 24 h bei 37 °C in eine Lösung von Hyaluronidase aus Rindertestes (Fluka) in 1.0 m pH 5.5 Phosphatpuffer entfernt.

- Sialidase/Alcianblau pH 2.5 (=Si/AB 2.5) nach Spicer und Warren, 1960; Reifel und Travill, 1977, 1978a, 1979.

Inkubation in Sialidase (=Neuraminidase) von Cl. perfringens (Sigma, Typ V) für 24 h bei 39 °C vermag gewisse, jedoch nicht alle Sialomucine zu verdauen.

Mit Ausnahme von AB 2.5, AG 2.5 und AB 1.0/AG 2.5 Färbungen rate ich von einer Darstellung der Kerne oder einer Gegenfärbung ab, da sonst die Beurteilung der Färbereaktionen stark erschwert wird.

h) Nomenklatur

In der Nomenklatur der Perciformes folge ich Nelson, 1976. Für die Feinsystematik der Haplochrominen wurden die neuesten Revisionen von Greenwood (1979, 1980) herangezogen. Jedoch bestehen für die dort vorgenommene Aufsplitterung der Gattung Haplochromis gewisse Vorbehalte (Barel, pers. Mitt.) Ich bleibe deshalb beim früheren Vorschlag von Greenwood, den Gattungsnamen "Haplochromis" zu verwenden, ihn aber in Anführungszeichen zu setzen. Weiter bezeichne ich mit Greenwood die Vertreter der Gattung Haplochromis und die nächst verwandten Gattungen Astatoreochromis, Platytaeniodus, Macropleurodes und Hoplotilapia als "Haplochrominen".

D E R G E B N I S S E

1. Situs-Ontogenese

Die Entwicklung des Verdauungstraktes beginnt bei allen bisher untersuchten Fischen mit einem geradegestreckten, unstrukturierten Verdauungsröhr (Teichmann, 1951; Azevedo, Dias, Vieira, 1938). Aus diesem differenzieren sich früh Oesophagus, Magen und Darm. Der Darm ordnet sich im weiteren Ablauf der Ontogenese in einem zum Teil sehr komplizierten Schlingenmuster an. Um die Unterscheidung leichter zu machen, werden charakteristische Stadien des Situs mit Grossbuchstaben bezeichnet. Als Kriterium für die Unterscheidung eines neuen Stadiums wurde das Auftreten einer neuen Darmschlinge oder das Wenden bestehender Schlingen um 90° - 180° genommen. Nur kurz auftretende Vorstufen oder abgeleitete Stadien sind mit Indices gekennzeichnet.

a) *Cichlasoma nigrofasciatum* (Abb. 1,3)

Stadium A. Noch nicht frei schwimmende Dottersackstadien mit Standardlänge 3,5 mm zeigen einen zipfelförmig nach lateral rechts weisenden Magen. Der Darm ist leicht von der Medianlinie nach links abgedrängt.

Stadium B₀. Bei Standardlänge 4,0 mm wird zusätzlich im caudalen, rechten Darmbereich eine enge Schlinge angelegt.

Stadium B. Bei Standardlänge 4,5 mm ist der Dottersack aufgebraucht und die Fische beginnen freischwimmend dem Verdauungstrakt erste Nahrung zur Verarbeitung zuzuführen. Der Magen ist grösser und blindsackartig ausgebildet. Die erste Darmschlinge hat sich nach rostral verlagert und stark vergrössert. Sie liegt jetzt rechts dem Magen an.

Stadium B-C. Bei einer Standardlänge von 6 mm entsteht eine zweite Darmwindung im Gegenuhrzeigersinn (von rechts gesehen), indem die rostrale Darmschlinge nach dorsal auswächst.

Stadium C. Die zweite Windung ist bei einer Standardlänge von 11 mm bereits abgeschlossen. Die ehemals rostral liegende Darmschlinge ist nach caudal verlagert worden. Während des Wachstums zum adulten *Cichlasoma nigrofasciatum* werden die einzelnen Darmstücke ohne weitere Schlingenbildung nur noch linear verlängert (vgl. auch Tafel I, 1).

b) "*Haplochromis*" *elegans* (Abb. 2,3)

Stadium B₀. Beim ersten untersuchten Stadium (Standardlänge 5 mm) ist wie bei *Cichlasoma nigrofasciatum* bereits die typische erste Darmschlinge vorhanden. Der Magen ist klein und entsteht als auswuchsartiges Anhängsel aus dem caudalen Oesophagusteil.

Stadium B-D. Bei Standardlänge 6 mm bildet der Darm eine zweite Windung im Gegenuhrzeigersinn (von rechts gesehen). Die so entstehende Darmschlinge wandert nach dorsal, kommt aber im Gegensatz zu *Cichlasoma nigrofasciatum* auf die dorsale Magenpartie zu liegen.

Stadium D. Durch Verlängerung der beteiligten Darmstücke entsteht bei Standardlänge 13 mm der für viele afrikanische Cichliden typische Situs, bei welchem eine Darmschlinge als Rückklappung auf der dorsal-linken Magenseite zu finden ist. Ich nenne diese Darmschlinge, da sie u.a. für alle Haplochrominen charakteristisch ist, Haplochromis-Darmschlinge (vgl. auch Tafel I, 2).

Stadium E. Um eine nochmalige Darmverlängerung zu ermöglichen, beginnt bei 60 mm Standardlänge eine weitere Verschiebung der rostralen Darmteile in dorsaler Richtung. In diesem Zustand befinden sich die Adulttiere von "*H.*" *elegans*, wobei beim grössten untersuchten Tier (Standardlänge 101 mm) bereits Anklänge an das unten zu besprechende Stadium F festzustellen sind.

c) "*Haplochromis*" *nigripinnis* (Abb. 2,3).

In der Ontogenese von "*H.*" *nigripinnis* sind dieselben Stadien in

gleicher Sukzession wie bei "H". elegans zu erkennen. Stadium E wird jedoch bereits bei einer Standardlänge von 35 mm erreicht (halbwüchsige Tiere).

Stadium F. Die bei sehr grossen "H". elegans festgestellte Einrollungstendenz (Stadium E) wird bei "H". nigripinnis weiter fortgesetzt. Die rostro-dorsalen Darmteile werden ein weiteres Mal caudalwärts umgeschlagen. Gleichzeitig wächst eine dorsale Darmschlinge rostralwärts aus. Dadurch entsteht bei einer Standardlänge von 52 mm ein kompliziertes Stadium F, das nur aus der Kenntnis der Ontogenese verständlich wird. Man beachte auch die Persistenz der über dem linken Magenteil liegenden, ontogenetisch sehr früh gebildeten Haplochromis-Darmschlinge!

Zahlenwerte zu den Ontogenese-Untersuchungen sind in Abb. 3 zusammengefasst. Aus dieser Abbildung geht auch hervor, dass Cichlasoma nigrofasciatum bereits im frühen Jugendstadium die endgültige Darmschlingenanordnung erreicht; dies ist bei "H". elegans und "H". nigripinnis erst der Fall bei Individuen, die zu ca. $\frac{2}{3}$ der Maximalstandardlänge (= ca. $\frac{1}{4}$ des Maximalgewichts) herangewachsen sind.

2. Situs (sub-) adulter Cichliden

Alle untersuchten 66 Cichliden-Arten zeigen eine typische Anordnung von Oesophagus, Magen und vorderem Darmabschnitt (Abb. 4). Ein mittellanger Oesophagus geht direkt in einen sackförmigen, medially liegenden, caudal blind endigenden Magen über. Der erste Darmabschnitt ist nach lateral links an der Uebergangsstelle Oesophagus-Magen angesetzt, biegt waagrecht um 90° caudalwärts um, zieht nach caudal und bildet in der caudalen Region der Bauchhöhle eine vertikal verlaufende Biegung um 180° nach ventral-rostral. Dann zieht der Darm auf der ventralen Magenseite zur rechten, rostralen Bauchhöhlenseite.

Der durch diese Darmschlinge umfasste Raum birgt Leber, Gallenblase und Milz. Pylorusanhänge fehlen im Gegensatz zu anderen Perciformes völlig.

Die folgenden, ventral und rechts liegenden Darmabschnitte sind bei den verschiedenen untersuchten Cichlidenarten unterschiedlich kompliziert ausgebildet. Die einzelnen Darmschlingengestadien, die im (Sub-)Adulttier in der Endphase zur Ausbildung gelangen können, sind zum grösseren Teil bereits im Abschnitt über die Ontogenese beschrieben worden (Abb. 1,2). Sie sind in Tab. I a für Vertreter der Haplochrominen und in Tab. I b, c für andere Cichliden zusammengefasst.

Einige Arten bedürfen gesonderter Beschreibung:

Haplochromis obliquidens (Abb. 5)

Stadium G. Entsteht aus Stadium F durch eine gegenseitige 180° -Einrollung der beiden inneren Darmschlingenzipfel im Gegenurzeigersinn (von rechts gesehen). Dies ermöglicht eine weitere Darmverlängerung.

Sarotherodon mossambicus (Abb. 6)

Stadium H. Junge Tiere mit Standardlängen um 20 mm besitzen eine Darmschlingenanordnung entsprechend Stadium G. Die dort begonnene Einrollung der inneren Darmschlingenzipfel wird in der Ontogenese bald um einige 360° weiter fortgesetzt. Gleichzeitig verschiebt sich das ganze Darmschlingenspaket auf die Ventralseite. So entstehen die sehr komplizierten Verdauungstrakte der phytophagen Sarotherodonarten (Abb. 6 a). Um eine weitere Darmverlängerung zu erreichen, wird bei älteren Tieren auch noch die linke, erste, caudale Darmschlinge rostralwärts eingeklappt. Die ontogenetisch früh angelegte Haplochromis-Darmschlinge ist auch bei Sarotherodon mossambicus vorhanden, ist jedoch meist nicht auf die linke dorsale Magenseite gezogen, sondern findet sich am rechten dorso-caudalen Magenende. Zwischen Oesophagus-Magen und erstem Darmabschnitt vermittelt

bei *Sarotherodon* ein kurzes, charakteristisches, stark verengtes Zwischenstück (Abb. 6 b).

Steatocranus casuarius (Abb. 7)

Die Darmschlingenkonfiguration entspricht Stadium F und G, jedoch ist der der Haplochromis-Schlinge entsprechende Darmteil nicht über den Magen nach rostral-links geklappt, sondern in caudaler Richtung gerade gestreckt.

Pelvicachromis pulcher (Abb. 8)

Der Verlauf des Darmes ist ähnlich wie bei Haplochrominen im Stadium D oder E; die Haplochromis-Darmschlinge ist zu erkennen, ist jedoch weniger lang und weniger stark nach rostral abgelenkt wie bei Vertretern der Haplochrominen.

Lamprologus brichardi (Abb. 9)

Dieser Darmschlingenverlauf kann aus Stadium C durch Abdrückung und wirbelartige Einwindung des inneren letzten Darmstückes im Gegenuhrzeigersinn abgeleitet werden.

Etroplus maculatus (Goldvariante), Etroplus maculatus (Abb. 10)

Etroplus maculatus zeigt eine der kompaktesten Schlingenanordnungen aller untersuchten Cichliden-Arten. Sie ist ableitbar aus einem stark verlängerten Stadium C, bei welchem alle caudal liegenden Darmteile in Richtung rostral-links auf den Magen geklappt werden. Dadurch kommt der Enddarm medial-dorsal zu liegen.

Etroplus suratensis (Abb. 11)

Sehr ähnlich *E. maculatus*, jedoch sind die dorsal und rechts liegenden Darmteile stärker eingerollt (von rechts gesehen im Gegenuhrzeigersinn).

Pterophyllum scalare, P. altum; Symphysodon discus, S. aequifasciata (Abb. 12)

Stadium M. Der in der Ontogenese ursprünglich entsprechend

Stadium C angelegte Verdauungstrakt wird früh in dorsoventraler Richtung auseinandergezogen. Der ursprüngliche Darmverlauf kann aber noch erkannt werden. Diese dorso-ventrale Spreizung geht nicht bei allen Tieren genau gleich vor sich, deshalb kann man eine relativ grosse intraspezifische Variabilität vor allem in der Länge der beteiligten Darmstücke feststellen.

Crenicara filamentosa (Abb. 13)

Dieser Darmsitus ist ableitbar aus Stadium C durch Streckung in Längsrichtung.

Crenicichla saxatilis (Abb. 14)

Ebenfalls aus Stadium C ableitbar, jedoch ist die Streckung in Längsrichtung noch extremer als bei *Crenicara filamentosa*.

Cichla ocellaris (Abb. 15 a,b)

Jungtiere zeigen einen Darmschlingenverlauf genau nach C-Stadium-Muster.

Stadium C_{co}. Ältere Tiere vergrössern den Magen enorm. Da die Darmregion während der Ontogenese nur eine unwesentliche Verlängerung erfährt, werden die ursprünglich kompakten Darmschlingen auseinandergezogen und auf die ventrale Magenseite befördert.

Uaru amphiacanthoides (Abb. 16)

Uaru zeigt die stärkste Darmverlängerung aller untersuchten südamerikanischen Cichliden. Der Darmschlingenverlauf ist ähnlich *Pelvicachromis pulcher*. Der Magen ist jedoch sehr langgestreckt und dringt mit seinem nach rechts abgewickelten caudalen Ende zwischen die Darmschlingen.

3. Situs weiterer Perciformes

Die Verdauungstrakte anderer untersuchter Vertreter der Ordnung Perciformes sind einander prinzipiell ähnlich. Sie sind jedoch nicht in der für Cichliden typischen Art aufgebaut. Uebersicht über Zahlenwerte gibt Tabelle II.

Nandidae: Monocirrhus polyacanthus (Abb. 17)

Ein weiter Oesophagus geht unmerklich in einen blindsackartigen Magen über. Ein ventral abgehendes Uebergangsstück führt vom vorderen Magenende in den mit einem einzigen Pylorusanhäng versehenen ersten Darmabschnitt. Dieser zieht nach rostral rechts, wendet caudalwärts und mündet mit einer engen S-förmigen Schlinge in den stark erweiterten Enddarm.

Lobotidae: Datnoides quadrifasciatus (Abb. 18)

Aehnliche Verhältnisse wie bei *Monocirrhus polyacanthus* liegen bei *Datnoides quadrifasciatus* vor. Der Magen ist jedoch weniger weit nach caudal verlängert. Die Zahl der Pylorusanhänge beträgt 4 - 5, der Enddarm ist nicht deutlich abgesetzt.

Monodactylidae: Monodactylus argenteus (Abb. 19)

Der Magen ist kompakt und U-förmig ausgebildet, ein Blindsack fehlt fast völlig. Der nach ventral abgehende erste Darmabschnitt trägt 15 - 18 kranzförmig angeordnete Pylorusanhänge und zieht auf der rechten Körperseite in dorsale Richtung. Wohl bedingt durch die extrem hohe Körperform dieser Art ist für den Rest des Darmschlingenverlaufes eine grosse intraspezifische Variabilität festzustellen.

Toxotidae: Toxotes jaculatrix (Abb. 20)

Man findet ähnliche Verhältnisse wie bei *Monocirrhus*, jedoch ist der Magenblindsack kürzer. Der Darmanfang trägt 7 - 8 Pylorusanhänge. Der Darm weist praktisch nur eine Schlinge auf; der Enddarm ist nicht deutlich abgesetzt.

Scatophagidae: Scatophagus argus, Selenotoca multifasciata

(Abb. 21)

Der Oesophagus geht unmerklich in den U-förmig gebogenen, langen Magen über. Der nach rostral wegführende Darmabschnitt trägt 18 - 20 Pylorusanhänge und zieht auf der rechten Körperseite in dorsale Richtung. Der Darm dieser jedenfalls partiell phytophagen Arten ist wirbelartig mehrere Male aufgewunden (von rechts gesehen im Gegenurzeigersinn).

Pomacentridae: Amphiprion ocellaris, Amphiprion frenatus,

Amphiprion sp., Dascyllus aruanus, Pomacentrus caeruleus (Abb. 22)

Es liegen hier ähnliche Verhältnisse wie bei *Monocirrhus polyacanthus* und *Datnoides quadrifasciatus* vor, jedoch sind am Magenende nur drei Pylorusanhänge ausgebildet. Bei *Pomacentrus caeruleus* ist eine ähnlich dem F-Windungsstadium bei Haplochrominen angelegte Darmschlingenanordnung zu finden.

Labridae: Coris gaimard (juvenil), Hemipteronotus taeniurus,

Coris sp., Stethogulis sp. (?), Crenilabrus melops (Abb. 23)

Diese Fischgruppe ist charakterisiert durch die Absenz eines Magens. Auf den kurzen Oesophagus folgt - mit kräftigem Sphincter abgesetzt - der Darm. Die Anordnung der Darmschlingen ist ähnlich einem B-Stadium bei Cichliden (*Coris gaimard, juvenil*), einem B-C-Stadium bei Cichliden (*Hemipteronotus taeniurus*) oder einem C-Stadium bei Cichliden (*Crenilabrus melops, Coris sp., Stethogulis sp.*).

4. Darm-Gewichtslängen in der Cichliden-Ontogenese (Abb. 3,24)

Folgende Veränderungen der Darm-Gewichtslänge in der Ontogenese von *Cichlasoma nigrofasciatum*, "*Haplochromis*" *elegans* und "*H*". *nigripinnis* lassen sich feststellen (Abb. 3):

- Bei allen drei Arten nimmt der Darm-Gewichtslängenwert kontinuierlich zu.
- Diese Zunahme ist bei *Cichlasoma nigrofasciatum* am geringsten. Gleichzeitig wird auch das generalisierte Darmwindungsstadium C beibehalten.
- Im Gegensatz dazu verlängern sich die Därme von "*Haplochromis*" *elegans* und speziell "*H*". *nigripinnis* während der Ontogenese massiv. Dies geht einher mit einer allmählichen Verkomplizierung des Darmschlingenmusters.
- Die Darm-Gewichtslängen von "*Haplochromis*" *nigripinnis* liegen während der ganzen Ontogenese weit über denen von "*H*". *elegans* und *Cichlasoma nigrofasciatum*.
- Die in der Ontogenese festgestellten Darmschlingenmuster treten nur in einem bestimmten Bereich der Gewichtslängewerte auf (Abb. 24)

5. Darm-Gewichtslängen (sub-) adulter Cichliden (Tab. I a,b,c;
Abb. 24)

Wie in der Ontogenese treten auch bei den (sub-) adulten Cichliden bestimmte Darmschlingenstadien nur in einem begrenzten Bereich der Gewichtslängenwerte auf (Abb. 24). Darüber hinaus können diese Gewichtslängenbereiche und ihre dazugehörigen Darmwindungsstadien mit einer bestimmten Nahrungspräferenz in Zusammenhang gebracht werden. Lange, komplizierte Därme findet man bei algen- und detritusfressenden oder phyto- und zooplanktivoren Cichliden. Kurze, einfache Därme besitzen piscivore, paedophage und crustaceenfressende Cichliden. Die Därme der molluskivoren und insektivoren Cichliden weisen unterschiedliche Längen und Darmwindungsmuster auf (Tab. I a).

6. Schleimhautreliefs bei Cichliden-Verdauungstrakten

Die Innen-Oberflächenreliefs der Verdauungstrakte von Cichliden verschiedenster Provenienz sind überraschend ähnlich in ihrem Aufbau.

Oesophagus:

Bei allen untersuchten Arten findet man mehr oder weniger gerade, hohe Längsfalten. Je nach Lumendurchmesser des Oesophagus schwankt ihre Zahl zwischen 6 und 14. (Tafel I: 3, 4). Bei *Astatoreochromis alluaudi* sind wohl Längsfalten vorhanden, ihre Höhe ist jedoch reduziert, ihre Breite vergrößert. Dazu zeigen die Falten in Längsrichtung ein schwach angedeutetes, unregelmässiges Zick-Zack-Muster (Tafel II: 5).

Magen:

Je nach Füllungszustand bei der Fixierung ist die Oberfläche glatt, oder es sind breite, unregelmässige, meist mehr oder weniger längs verlaufende Falten anzutreffen (Tafel I: 3; Tafel II: 6, 7).

Zwischenstück:

Bei den Haplochrominen und speziell bei *Sarotherodon* ist zwischen dem eigentlichen Oesophagus und dem Sphincter, der den Beginn des ersten Darmabschnittes anzeigt, ein von mir als Zwischenstück bezeichneter Abschnitt eingeschaltet. Es ist oft mit einem feinen, wabenartigen Faltenmuster versehen. Daneben können auch feine Längs-, enge Zickzack- und zottenartige Muster gefunden werden (Tafel II: 5). Diese Muster variieren zum Teil auch intraspezifisch beträchtlich. Das Zwischenstück fehlt den anderen afrikanischen sowie den südamerikanischen und asiatischen Cichlidenformen meist völlig.

Sphincter:

Zwischen Oesophagus, respektive Zwischenstück, und dem darauffolgenden Darm ist ein kräftiger Sphincter ausgebildet (Tafel II: 5, 6). "*Haplochromis*" *nigricans* zeigt als spezielles und nur hier zu beobachtendes Merkmal einen zweiten, deutlich ausgebildeten Sphincter zwischen Magen und Zwischenstück (Tafel II: 6).

Darm:

Bei den Haplochrominen und den afrikanischen Gattungen *Lamprologus*, *Steatocranus*, *Pelvicachromis*, *Pseudotropheus*, *Melanochromis*, *Aulonocara*, *Labeotropheus* und *Sarotherodon* zeigt der erste Darmabschnitt unmittelbar nach dem Sphincter eine kurze Zone mit Längsfalten. Diese gehen über in längs verlaufende, zum Teil miteinander verbundene, grosse Zickzackfalten, deren Amplitude gegen caudal allmählich kleiner wird. Im letzten Drittel des Darmes verlaufen die Falten praktisch in Längsrichtung (Tafel II: 8; Tafel III: 11, 12). Meist ist ein äusserlich nicht sichtbarer Enddarm mit einem Sphincter vom Rest des Darmes abgesetzt. Die Oberflächenstrukturen des Enddarmes sind sehr unspezifisch. Man findet wenig prominente Ringfalten, wabenartige Strukturen, Längsfalten, Längszickzackfalten oder -zotten.

Bei allen anderen Cichliden trägt der Darm zum Teil miteinander verbundene, relativ enge Zickzackfalten. Deren Amplitude und die Länge der ganzen Zickzackfaltenzone ist bei den amerikanischen und asiatischen Vertretern oft geringer als bei den afrikanischen (Tafel III: 9, 10).

Bei *Astronotus ocellatus* sind die Zickzackfalten des vordersten Darmabschnittes sehr klein und stark aufgefältelt. Bei *Cichla ocellaris*, *Symphysodon discus* und *Symphysodon aequifasciata* sind die Zickzackfalten ebenfalls stark aufgefältelt und zusätzlich mit unregelmässigen Querverbindungen versehen. Dies führt zum Teil zu wabenartigen Faltenstrukturen (Tafel I: 3).

7. Histologie und epitheliale Schleime

Bei allen untersuchten Cichliden-Verdauungstrakten konnten die vier typischen histologischen Bauelemente Mucosa, Submucosa, Muscularis und Serosa gefunden werden. Wie bei Fischen üblich, fehlt auch bei den hier untersuchten Formen eine Lamina muscularis mucosae. Deshalb ist es nicht möglich, eine Lamina propria mucosae von der Submucosa zu trennen. Ich bezeichne die unter dem Epithel liegende Bindegewebschicht als Submucosa.

a) Oesophagus (Tab. III; Tafel IV)

Der Lumen-Querschnitt ist im proximalen Oesophagusteil rechteckig, im distalen Bereich rund. Die Zahl der ins Lumen ragenden Längsfalten variiert je nach Tierart, deren Grösse und der Region des Querschnittes zwischen 6 und 14. Meist ist die Faltenzahl proximal grösser als distal. Die Höhe der Falten ist im proximalen Bereich mit 100-250 μm kleiner als im distalen Bereich, wo die Falten 200-500 μm hoch sind. Am Aufbau der Falten sind Epithel und Submucosa beteiligt. Die unter der Submucosa liegende Muscularis besteht aus einer inneren Längs- und einer äusseren Ringmuskelschicht. Im proximalen Oesophagusbereich findet sich die Längsmuskulatur vor allem in zwei dorsal und ventral verlaufenden, mächtigen Bündeln; im distalen Bereich sind Längs- und auch Ringmuskulatur auf dem ganzen Querschnitt etwa gleich dick. Eine Serosa ist meist nur undeutlich zu sehen.

Das mehrschichtige Epithel besteht aus einer oder mehreren basalen Lagen von kubisch oder unregelmässig geformten, höchstens 5 μm grossen Basalzellen. Darüber findet man eine ein- bis zweilagige Schleimzellschicht. Ganz apikal sind vereinzelt kernhaltige, kubische oder abgeplattete, bis 5 μm grosse Deckzellen erkennbar. Im Gegensatz zu anderen Fischarten konnten keine Geschmacksknospen gefunden werden. Die Schleimzellschicht,

die den grössten Teil der Mucosa bildet, besteht bei Cichliden aus zwei deutlich voneinander unterscheidbaren schleimproduzierenden Zelltypen:

Vorherrschend sind 15-40 μm grosse, ovale bis zylindrische Becherzellen. Sie bilden einen geschlossenen Zellverband. Ihr basaler Teil reicht bis an die Basalzellschicht. Der oft dreieckige Zellkern liegt in der Zellbasis.

Zwischen die Becherzellapices eingezwängt findet man einen zweiten, weniger häufigen Schleimzelltyp. Ich bezeichne ihn als Saumzelle. Saumzellen sind wesentlich kleiner als Becherzellen (7-15 μm) und weisen eine fast kugelige Form auf. Ihr stets dreieckiger Zellkern liegt in der Zellbasis. Er kommt somit im Epithel etwa ins apikale Drittel der Becherzellhöhe zu liegen. Saumzellen sind bei den untersuchten afrikanischen Cichliden häufig anzutreffen, währenddem sie bei den asiatischen und neotropischen Formen oft nur vereinzelt vorkommen.

Die Farbreaktionen auf die verschiedenen spezifischen Schleimfärbungen sind in Tab. III zusammengefasst. Daraus geht klar hervor, dass bei allen untersuchten Cichliden die Becherzellen vor allem saure Mucopolysaccharide, im speziellen Sialomucine (=Carboxymucine) produzieren. Dies wird belegt durch die gute Färbbarkeit mit Alcianblau und -gelb bei pH 2.5, PAS, und das meist fast vollständige Ausbleiben von Farbreaktionen auf Alcianfarbstoffe bei pH 1.0, HID, Azur A, Aldehydfuchsin und nach saurer Hydrolyse. Die Saumzellen enthalten neben solchen Sialomucinen zusätzlich wechselnde Mengen der stärker sauren Sulfomucine. Dies zeigt sich in ihrer oft stärkeren Affinität für Alcianfarbstoffe bei pH 1.0, HID, Aldehydfuchsin und Azur A. Das gleichzeitige Vorkommen von Sialo- und Sulfomucinen in den Saumzellen wird bestätigt durch die wohl abnehmende, aber trotzdem noch markante Färbbarkeit mit Alcianfarbstoffen nach saurer Hydrolyse.

In allen untersuchten Cichliden-Oesophagi sind die Mucopolysaccharide des proximalen Teils etwas stärker sauer als die des distalen. Nie konnten neutrale Mucopolysaccharide gefunden werden.

b) Magen (Tab. IV; Tafel V)

Wegen der sehr speziellen, blindsackartigen Bauweise des Cichlidenmagens können die üblichen Lagebezeichnungen für die verschiedenen Magenteile nicht verwendet werden. Ich bezeichne die Region, die an die einzige Magenöffnung anschliesst, als Magenhals, die Region des geschlossenen Blindsackes als Magengrund.

Die unscheinbare Serosa des Oesophagus geht übergangslos in die des Magens über. Die innen folgende Muscularis besteht aus glatten Muskelzellen und ist - umgekehrt wie im Oesophagus - in eine dünne äussere Längs- und eine mächtigere innere Ringmuskelschicht unterteilt. Die Mucosa besteht aus Magenepithel, Magenkrypten (engl. gastric pits) und Magendrüsen (engl. gastric glands). Das Magenepithel ist aufgebaut aus einer einschichtigen Lage von 10-30 μ m grossen Säulenzellen mit basalem, langgestrecktem Zellkern. Diese Epithelzellen haben keine Microvilli. Eingesenkt in das Epithel findet man die ovalen Zellen der Magenkrypten. Sie sind etwas kleiner als die sie umgebenden Epithelzellen und tragen den Zellkern ganz basal. In diese Magenkrypten münden einzeln oder zu mehreren die Magendrüsen. Sie sind einfach, tubulös und ihre Wand besteht aus einer Schicht von kubisch oder unregelmässig geformten, 5-20 μ m grossen Zellen. Ihr Zellkern ist gross, zentral gelegen und rund. Die Unterscheidung von Haupt-, Beleg- und Nebenzellen wie bei Magendrüsen der Säuger ist nicht möglich. Die Magendrüsen werden gestützt durch feine septenartige Ausläufer der Submucosa. Das Magendrüsenlager kann je nach Dehnungszustand in der Dicke stark variieren. Meist ist es im Magen Hals dicker als im Magen Grund, wo es auch ganz fehlen kann. Die Magen krypten sind

mehr oder weniger gleichmässig im ganzen Magenepithel verteilt. Sie sind auch zu finden, wenn Magendrüsen fehlen. Je nach Dehnungszustand des Magens ist die Mucosa in 0-8 Falten gelegt. Allfällige Falten werden durch massive zentrale Bindegewebssepten der Submucosa gestützt.

Schleime werden in den Magenkryptenzellen und in den Magenepithelzellen produziert (Tab. IV). In den Magenkrypten finden sich wechselnde Mengen von Sulfomucinen. Die grösste Menge weisen die untersuchten afrikanischen Cichliden auf, währenddem die asiatischen und neotropischen Formen meist nur Spuren von Sulfomucin in den Krypten besitzen. Diese Sulfomucine sind stark alcianophil bei pH 1.0 und PAS positiv. Sie verlieren ihre Färbbarkeit mit Alcianblau bei pH 2.5 nicht nach saurer Hydrolyse. Bemerkenswert ist ihre totale HID-Negativität.

Die Magenepithelzellen produzieren meist nur kleine Mucopolysaccharidmengen. Je nach dem können Sialomucine oder neutrale Mucopolysaccharide gefunden werden.

c) Darm (Tab. V; Tafel VI)

Cichlidendärme sind sehr einfach gebaut. Die aussen von einer sehr dünnen Serosa umgebene Muscularis besteht aus einer äusseren Längs- und einer inneren Ringmuskellage. Beide Muskelschichten weisen glatte Muskelzellen auf. Die Submucosa liegt der Ringmuskelschicht als dünner Saum innen an und bildet feine Bindegewebssepten in die Faltenspitzen hinein. Ausgekleidet wird das Darmrohr von einem einschichtigen, 20-40 μ m hohen Zylinderepithel mit Stäbchensaum. Dieser Stäbchensaum kann bei Alcianblau- oder Alcianblau/PAS-Färbungen nachgewiesen werden. Die Darmepithelzellen zeigen einen medial oder im basalen Drittel liegenden Zellkern. Zwischen die Epithelzellen sind die charakteristisch geformten Darm-Becherzellen eingestreut. Sie besitzen eine schmale, stielartige Basalregion,

in welcher der längliche Zellkern liegt. Im apikalen Bereich erweitern sich die Zellen wegen des gespeicherten Schleimvorrates auf 5-10 μ m Breite.

Auf die verschiedenen verwendeten Schleim-Spezialfärbungen reagierten alle untersuchten Becherzellen nahezu identisch. Sezerniert wird ein Sulfomucin, das in den caudalen Darmbereichen meist etwas stärker sauer ist als im proximalsten (Tab. V). Dies wird belegt durch Alcianophilie bei pH 1.0 und 2.5, Färbbarkeit mit HID, Aldehydfuchsin und Azur A. Die nur unwesentlich reduzierte Affinität für Alcianblau bei pH 2.5 nach saurer Hydrolyse weist auf einen nur kleinen zusätzlichen Sialomucin-gehalt hin.

Alle in Cichliden-Verdauungstrakten vorgefundenen Sialomucine sind nicht oder höchstens schwach verdaubar mit Sialidase.

Vertreter von *Cichlasoma meeki*, *Astronotus ocellatus* und *Pelvicachromis pulcher* wurden 1h, 6h, 24h, 3d, 20d nach der letzten Nahrungsaufnahme getötet. Es ergaben sich nur unwesentliche Veränderungen der Schleimeigenschaften im ganzen Verdauungstrakt. Allenfalls reduziert sich die Schleimmenge bei kurz nach der Nahrungsaufnahme getöteten Fischen.

E D I S K U S S I O N

1. Der Cichliden-Verdauungstrakt als morphologische Grundlage der Ernährungsradiation

Wie bereits in der Einleitung erwähnt, evoluierten bei Cichliden verschiedenste trophische Gruppen. Grundbedingung für eine solche Ernährungsradiation ist ein polyvalenter Verdauungstrakt, der für die effiziente Ausnützung verschiedenster Nahrungsquellen tauglich ist. Diese Forderung erfüllt meines Erachtens der Verdauungstrakt der Cichliden ausgezeichnet. Cichliden können in kurzer Zeit riesige Nahrungsmengen aufnehmen, die sie im caudalwärts stark dehnbaren Magenblindsack speichern (pers. Beob.; Langer, 1978). Der kräftige Sphincter zum Darm setzt lateral am cranialen Magenende - dem Magenhals - an. Somit übernimmt vor allem die extrem dünn werdende Wand des Magengrundes den Druck, der durch die Füllung entsteht. Der Magen kann sich bei Cichliden auf das drei- bis vierfache Volumen vergrössern (pers. Beob.). Dosierbar durch den Sphincter, werden unabhängig vom Füllungsgrad des Magens kontinuierlich Nahrungspartikel dem Darm zur weiteren Verarbeitung übergeben. Auf diese Weise ist eine optimale, gleichmässige Auswertung der einmal aufgenommenen Nahrung gewährleistet. Bei rohrartiger Magen-Konstruktion, wie sie bei den meisten anderen Fischgruppen anzutreffen ist, übernimmt vor allem der Sphincter den Druck, der durch die Füllung mit Nahrung entsteht. Wenn der - meist dickwandige - Magen prall gefüllt ist, muss entweder die Nahrungsaufnahme eingestellt werden, oder der Sphincter wird dilatiert und ein Teil der Nahrung ohne Verarbeitung im Magen in den Darm weitergeschoben. Beides führt zu einer weniger effizienten Ausnützung einer vorhandenen Nahrungsquelle.

Für die Ausnützung gewisser Nahrungsquellen ist eine Darmverlängerung unumgänglich. Dies ist dem Verdauungstrakt der Cichliden problemlos möglich, da seine kompakte, randständige

Leber höchstens locker mit Darmmesenterien verwachsen ist. Somit können bei Bedarf Wachstumsvorgänge und Schlingenumlagerungen des Darmes ungehindert erfolgen. Dies steht im Gegensatz zu den Verhältnissen z.B. bei Cypriniden (Amlacher, 1954; Haider, 1966; zit. nach Langer, 1978), wo die Leber stark von Darmschlingen durchwachsen ist.

Somit ist die Verdauungstrakt-Konstruktion der Cichliden selektiv vorteilhaft für das rasche Aufnehmen grosser Nahrungsmengen und für die Eroberung auch ungünstigerer Nahrungsquellen, die anderen Fischgruppen verschlossen bleiben müssen.

2. Adaptive Einflüsse

Wie gezeigt wurde, weist im Gegensatz zu den rostralen Verdauungstraktabschnitten der caudale Darmbereich eine grosse interspezifische Variabilität auf. Hier manifestieren sich Folgen verschiedener adaptiv wirkender Einflüsse, hauptsächlich wohl Körperform, Ernährungsweise und Wachstum während der Individualentwicklung.

a) Körperform (Abb. 25)

Die Form des Körpers und damit zusammenhängend die der Bauchhöhle führen zu Spreizungen des Verdauungstraktes. Die extrem hochrückigen neotropischen Gattungen *Symphysodon* und *Pterophyllum* zeigen einen in dorsoventraler Richtung gespreizten Verdauungstrakt. Der ursprünglich kompakt angelegte Verdauungstrakt langgestreckter Formen wird in Längsrichtung auseinandergezogen (*Cichla ocellaris*, wohl auch *Crenicara filamentosa*, *Crenicichla saxatilis*). Der Beweis für diese adaptive Wirkung der Körperform wird geliefert durch die Tatsache, dass in der Ontogenese das generalisierte Stadium C durchlaufen wird und dass bei Fischen mit durchschnittlicher Bauchhöhlenform nie Spreizungen gefunden wurden.

b) Ernährung

Leider sind fast nur für Vertreter der Haplochrominen verlässliche Beobachtungen der Ernährungsweise im natürlichen Habitat erhältlich (Poll, 1956; Greenwood, 1974; Lowe-McConnell, 1974; Barel et al., 1977). Nach meinen Erfahrungen ist für neotropische Cichliden in den meisten Fällen eine breit gefächerte, vorwiegend animalische Kost anzunehmen: Insekten, Insektenlarven, Würmer, kleinere und grössere Fische, ev. Detritusbestandteile. Ausschliesslich von Fischen ernährt sich *Cichla ocellaris* im Adultstadium. Die geringe Ernährungsradiation der südamerikanischen Formen widerspiegelt sich in einer monoton nach den einfachen, generalisierten Stadien B oder C mit

niederen Darm-Gewichtslängenwerten gebauten Verdauungstrakten. Für die einzige Ausnahme Uaru wären Freilanduntersuchungen wünschenswert. Im Aquarium wird auch pflanzliche Nahrung aufgenommen (pers. Beob.). Dies ist ein Indiz, dass die Darmverlängerung bei Uaru als Ausdruck einer partiell phytophagen Ernährungsweise gedeutet werden kann. Der riesige Speichermagen adulter *Cichla ocellaris* ist eindeutig als adaptive Folge von Piscivorie aufzufassen.

Komplexe Verhältnisse liegen bei den afrikanischen Cichliden vor. Neben sehr einfach gebauten Verdauungstrakten findet man stark verlängerte Därme mit komplizierten Schlingenbildungen. Ein sich verlängernder Darm muss sich irgendwie im vorgegebenen Bauchhöhlenraum plazieren. In der Literatur wird aber nie auf die dafür zugrunde liegenden Gesetzmässigkeiten eingegangen. Deshalb definiere ich drei prinzipiell verschiedene Möglichkeiten neu (Abb. 26):

- 1) Bei einer Mäanderbildung werden kurze Abschnitte des Darmrohres durch lokale Darmverlängerungen gestaucht und in oft unregelmässige, kurze Schlingen gelegt. Mäanderbildung konnte bei *Synodontris afrofisheri* (Siluriformes), *Cyrtocara intermedia* und andeutungsweise bei verschiedenen ganz ausgewachsenen Haplochrominen gefunden werden.
- 2) Bei einer Wirbel-Bildung ist ein ursprünglich gerades Darmstück in zwei einander entgegen laufende Richtungen eingedellt. Durch Verlängerung und gleichzeitig gegenläufige Umkreisung der beteiligten Darmstücke entsteht eine Darmspirale. Nach diesem Schema sind die Därme von *Scatophagus argus* (Scatophagidae) aufspiralisiert (Abb. 21), weiter die von *Loricaria*, *Ancistrus*, *Plecostomus* (Siluriformes); *Mollinesia*, *Xiphophorus* (Atheriniformes); *Helostoma*, *Trichogaster*, *Colisa* (Anabantoidaei) etc. (Zihler, in Vorb.). Das Auftreten von Wirbeln in verschiedensten Fischgruppen spricht für konvergente Entstehung.

- 3) Bei einer Einrollung liegen ursprünglich zwei je um 180° gebogene Darmschlingen nebeneinander. Wachstumsvorgänge führen zu einem gegenseitigen Umkreisen dieser beiden Darmschlingen. Dadurch wird ein Darmwindungsmuster erzeugt, das der Wirbelbildung oberflächlich betrachtet gleicht, jedoch eine ganz andere Entstehungsweise hat. Einrollungen sind typisch für einen Teil der Haplochrominen und gewisse Vertreter der afrikanischen Cichlidengattungen *Pseudotropheus*, *Melanochromis*, *Labeotropheus*, *Cyrtocara*, *Tilapia*, *Petrotilapia* und *Steatocranus*.

Bei den Vertretern der afrikanischen Haplochrominen besteht ein Zusammenhang zwischen dem Einrollungsstadium des Darmes, den dazugehörigen Gewichtslängenwerten und den Ernährungsgewohnheiten (Kap. D, 5). Phytophage, planktivore und detritusfressende Vertreter zeigen die kompliziertesten Einrollungsstadien. Piscivore, paedophage und crustaceen-verzehrende Formen besitzen kurze, wenig oder nicht eingerollte Därme. Ergänzt werden diese Aussagen durch die sehr komplizierten, langen Därme der weiteren phytophagen afrikanischen Arten *Sarotherodon mossambicus*, *Labeotropheus fuelleborni*, *Pseudotropheus zebra* und *Petrotilapia* sp.. Diese Resultate stehen im Einklang mit den bei anderen Wirbeltieren gefundenen, auch wenn dort die Berechnung der relativen Darmlängen meist anders erfolgt ist (Jakobshagen, 1911, 1913; Suyehiro, 1942; Al-Hussaini, 1947; Rensch, 1948; Ahsan-ul-Islam, 1951; Das und Moitra, 1956; Kapoor, 1957; Khanna, 1961; Ziswiler, 1967a; Sastry, 1973; Zihler, in Vorb.).

Der Grund für Darmverlängerungen ist im unterschiedlichen Aufbau der Nahrung zu suchen. Tiere mit leicht abbaubarer, proteinreicher, animalischer Kost bearbeiten diese bereits im Magen mit Proteasen. Die Abgabe von Pankreas- und Darmproteasen ist hier von untergeordneter Bedeutung; der Darm kann vor allem für die Resorption eingesetzt werden. Im Gegensatz dazu

müssen phytophage Formen weitgehend auf die Verdauungsarbeit des Magens verzichten, da die zellulose- und stärkehaltigen Pflanzenteile von den Magenproteasen nicht aufgeschlossen werden können. Der Magen dient als Nahrungsspeicher und tötet dank des Salzsäuregehaltes Bakterien ab. Wie Untersuchungen von Moriarty et al. (1973) gezeigt haben, ist aber auch bei phytophagen Formen für eine effiziente Nahrungsauswertung ein Aufenthalt im Magen nötig. Vermutlich werden die Zellwände der Pflanzennahrung durch die Magensalzsäure zum Quellen gebracht, was sie für Darm- und Pankreaskarbohydrasen erst angreifbar macht. Die eigentliche Verdauung pflanzlicher Nahrung erfolgt im verlängerten proximalen Darmabschnitt, währenddem die Resorption in den ebenfalls verlängerten distalen Darmregionen geschieht. Ähnlich schlecht verdaubar sind Detritus und die stark chitin- und kalkhaltigen Exoskelette von Planktonorganismen und gewissen Insekten. Deshalb ist auch hier für eine bessere Auswertung der Nahrung eine Darmverlängerung nötig.

Der nach dem einfachen Stadium D gebaute Darm von *Melanochromis auratus* deutet auf eine andere Diät als die in der Literatur angegebene Algennahrung hin. Möglicherweise werden hier nur die in den Algenrasen lebenden tierischen Kleinlebewesen, nicht aber die pflanzlichen Bestandteile verdaut. Zur Klärung dieses Umstandes müssen weitere Beobachtungen im natürlichen Habitat abgewartet werden.

Interessant ist, dass Molluskivorie bei verschiedenen Vertretern mit unterschiedlichen Gewichtslängen und Windungsmustern kombiniert vorkommt. Jene Haplochrominen, die Mollusken mittels ihrer Schlundzähne zerdrücken (pharyngeal crusher), besitzen kürzere, einfachere Därme wie die Formen, die ihre Molluskennahrung im Munde von einem Teil der Kalkschale befreien (oral shellers). Mindestens ein Teil dieser zweiten Gruppe soll neben Mollusken auch grössere Mengen von Detritus

aufnehmen (Katunzi, pers. Mitt.), was die Darmverlängerung der "oral shellers" als adaptive Folge erklären würde.

Die stark verlängerten Därme der asiatischen Cichliden aus der Gattung *Ectopoma* weisen auf Phytophagie hin. Dies wird bestätigt durch die Untersuchungen von Ward & Wyman (1977). Die bei *E. maculatus* zusätzlich entwickelte Paedophagie wirkt sich nicht auf die Darmlänge aus, da ja auch pflanzliche Nahrung verarbeitet wird.

c) Wachstum während der Individualentwicklung

Die Darm-Gewichtslänge verhält sich bei den drei ontogenetisch untersuchten Arten "*Haplochromis*" *nigripinnis*, "*H. elegans*" und *Cichlasoma nigrofasciatum* positiv allometrisch, d.h. die Werte der jüngeren Tiere sind kleiner als die der älteren. Erklärbar ist dieses Phänomen durch die allmähliche Veränderung des Oberflächen-Volumenverhältnisses während des Wachstums: Die Darminnenoberfläche und somit die Sekretions- und Resorptionsfläche nimmt in der zweiten Potenz zu, währenddem das Körpergewicht und damit das zu versorgende Körpervolumen mit der dritten Potenz wächst. Dieses Missverhältnis wird in der Ontogenese durch allometrische Darmverlängerung ausgeglichen.

3. Familientypische Merkmale

a) Situs

Es stellt sich die Frage, ob die cichlidentypische Anordnung des cranialen Teiles des Verdauungstraktes monophyletisch entstanden ist und somit taxonomisch-diagnostisch verwertbar ist. Andererseits könnte für diesen Merkmalskomplex auch eine konvergente, mehrmalige Entstehung möglich sein. Die erste Version ist aus folgenden Gründen sehr wahrscheinlich:

- Der Merkmalskomplex ist - dank des blindsackartigen Speichermagens - sehr speziell und einzigartig bei Fischen.
- Er tritt bei Vertretern aus drei Kontinenten auf.
- Er wird in der Ontogenese der neotropischen Art *Cichlasoma nigrofasciatum* und bei den afrikanischen Vertretern "*Haplochromis*" *nigripinnis* und "*Haplochromis*" *elegans* sehr ähnlich angelegt.
- Er wird durch unterschiedlichste Ernährungsgewohnheiten in seinem prinzipiellen Bau nicht verändert.
- Er wird durch unterschiedliche Körperformen in seinem Aufbau nicht verändert.
- Bei Annahme von konvergenter Entstehung wäre nicht einzu- sehen, weshalb der erste Darmabschnitt konstant nach links-caudalwärts führt. Ein Verdauungstrakt mit denselben selektiven Vorteilen wie ihn der Cichlidenverdauungstrakt bietet, könnte auch mit einem nach rechts-caudalwärts oder ventral-caudalwärts ableitenden ersten Darmabschnitt konstruiert werden, wie es bei anderen Percoidei der Fall ist.
- Dies alles wird unterstützt und verallgemeinert durch die Tatsache, dass bei den Characoidei, einer nicht mit den Perciformes verwandten Fischgruppe, ebenfalls eine gruppentypisch sehr konstante - von den Cichliden stark abweichende - Bauweise des Verdauungstrakts zu finden ist. Auch bei den

Characoidei können afrikanische und neotropische Formen mit unterschiedlicher Ernährungsweise und extrem hochrückigen oder langgestreckten Körperformen gefunden werden (Teichmann, 1951; Zihler, 1975; Zihler, in Vorb.).

Die Anordnung des rostralen Verdauungstrakteiles der Cichliden ist also ein mindestens seit dem Mesozoikum bestehender, genetisch fixierter und unverändert überlieferter Merkmalskomplex. Dies steht in völliger Uebereinstimmung mit den Resultaten von Stiassny (1981), welche aufgrund von myologischen und osteologischen Untersuchungen ebenfalls eine monophyletische Entstehung der Cichliden annimmt.

Die üblicherweise für die taxonomische Charakterisierung der Cichliden verwendeten Merkmalskomplexe (Bau der Nasenöffnung, der Schlundknochen, der Seitenlinie, der Brustflossen, des Ceratobranchiale, etc.) treffen selten alle gleichzeitig zu und können zum Teil auch bei anderen Fischgruppen in ähnlicher Ausbildung gefunden werden. Keines dieser Merkmale ist also einzigartig für "that entity that we classify as the Cichlidae" (Greenwood, 1972, p. 116). Als konstant gleich ausgebildet hat sich jetzt neu der Situs des cranialen Teiles des Verdauungstraktes erwiesen; dies bei einer repräsentativen Auswahl von 66 Cichliden-Arten mit unterschiedlichster Ernährungsweise und Körperform aus drei Kontinenten. Somit ist es möglich, den Situs des cranialen Verdauungstraktabschnitts für die taxonomische Charakterisierung der Cichliden und deren Abgrenzung gegenüber anderen Familien der Perciformes zu verwenden.

b) Oberflächenrelief

Die ähnliche Ausbildung der Verdauungstrakt-Innenoberflächenstrukturen bei fast allen untersuchten Tieren zeigt, dass das Oberflächenrelief nicht etwa durch die Nahrungsbeschaffenheit adaptiv verändert wird. Auch diese Strukturen sprechen für eine monophyletische Entstehung des Cichliden-Verdauungstraktes. Ähnliches wurde auch von Jakobshagen (1915) für Amphibien und Ziswiler (1967a) für Vögel gefunden. Ob die stark gefältelten, z.T. fast wabenartigen Strukturen im ersten Darmabschnitt der Symphysodon-Arten und von *Astronotus ocellatus* als ernährungsadaptiv zu betrachten sind, muss abgewartet werden.

c) Histologie

Der histologische Aufbau von Oesophagus, Magen und Darm entspricht im Detail dem, was von anderen Fischgruppen bekannt ist (Lit. zitiert in der Einleitung). Dies spricht für eine erstaunlich konservative Beibehaltung einmal festgelegter histologischer Strukturen und Zelltypen im Laufe der Stammesgeschichte. Das unterschiedlich häufige Auftreten von Oesophagus-Saumzellen und Magenkrypten bei verschiedenen Formen kann noch nicht abschliessend beurteilt werden. Denkbar sind Einflüsse der Ernährungsweise, des physiologischen Zustandes bei der Präparation, systematische Zusammenhänge oder auch intra-spezifische Variation.

d) Epitheliale Schleime

Die Arbeiten von Reifel und Travill (1977, 1978 b, 1979) haben entgegen den Vermutungen der Autoren keine ernährungsbedingte Schleimverteilung aufgezeigt. Ohne dass dies von den Autoren ausdrücklich bemerkt wird, kann jedoch aus den Ergebnissen unschwer eine familientypische Verteilung epithelialer Schleime herausgelesen werden. Dasselbe Resultat ergaben jetzt die vorliegenden Untersuchungen an Cichliden (Abb. III-V). Ein Vergleich mit der Situation bei den wenigen anderen daraufhin untersuchten Familien zeigt, dass dort zum Teil andere Schleimtypen in den einzelnen Abschnitten des Verdauungstraktes vorkommen (Reifel und Travill, 1977, 1978 b, 1979; Zihler, in Vorb.). Eine fast identische Schleimverteilung wie bei Cichliden zeigt die verwandte Art *Perca flavescens* (Percidae, Perciformes). Einzige Ausnahme sind Magenepithel und Magenkrypten, wo nur neutrale Mucopolysaccharide gefunden wurden, währenddem die Krypten der Cichliden ausschließlich Sulfomucine sezernieren.

Durch Verdauungstrakt-Schleime wird die Gleitfähigkeit der Nahrung erhöht und das Epithel vor mechanischer und enzymatischer Einwirkung geschützt. Physiologische Unterschiede der drei mit histologischen Methoden erfassbaren Schleimkategorien (Sulfomucine, Sialomucine und neutrale Mucopolysaccharide) sind unbekannt. Wie die bis jetzt gemachten Untersuchungen zeigen, können bei Fischen je nach Art alle Schleimtypen in allen Verdauungstrakt-Regionen sezerniert werden. Allerdings besitzt die Mehrzahl der Fische im Oesophagus und im Darm saure, selten neutrale Mucopolysaccharide. Magenzellen weisen häufiger auch neutrale Mucopolysaccharide auf. Trotzdem scheinen alle drei Schleimkategorien unterschiedslos ihre Aufgabe in den verschiedenen Abschnitten des Verdauungstraktes zu erfüllen. Daraus kann man schliessen, dass die Natur der Schleime physiologisch von untergeordneter Bedeutung ist. Andererseits liefern sie ein weiteres Indiz für die Monophylie der Cichliden.

4. Intrafamiliäre Gliederung

Wie gezeigt werden konnte, sind die unterschiedlich komplizierten Verdauungstrakte der afrikanischen Cichliden vor allem als funktionelle Adaptationen an verschiedene Nahrungsquellen zu denken. Deshalb ist es schwierig, allein aufgrund von Verdauungstraktmerkmalen Bündelungen innerhalb der Familie vorzunehmen.

Eine Ausnahme macht die von mir als Haplochromis-Schlinge bezeichnete Darmregion. Sie tritt bei allen untersuchten Haplochrominen, bei Angehörigen der Gattungen *Pseudotropheus*, *Aulonocara*, *Melanochromis*, *Labeotropheus*, *Cyrtocara*, *Petrotilapia* und (etwas verkürzt) bei *Pelvicachromis pulcher* und *Sarotherodon mossambicus* in ganz charakteristischer Weise auf. Sie wird sehr früh in der Ontogenese angelegt. Sie bewirkt keine effiziente Darmverlängerung und fehlt neotropischen Vertretern und der afrikanischen Gattung *Hemichromis* mit ähnlicher Körperform. Eine mehrmalige konvergente Entstehung an genau derselben Stelle des Verdauungstraktes erscheint deshalb unwahrscheinlich. Somit muss eine nähere Verwandtschaft der oben angeführten Arten aufgrund des Verdauungstraktes postuliert werden.

Ohne direkte Beweise vermute ich, dass die sehr einfach und stereotyp nach dem B- und C-Stadium aufgebauten Verdauungstrakte der neotropischen und gewisser afrikanischer Cichliden (z.B. *Hemichromis*) als ursprünglich und generalisiert zu betrachten sind. Davon leite ich die auf verschiedene adaptive Einflüsse sich entwickelnden, komplizierteren Darmschlingmuster ab. Abb. 27 fasst die Resultate zusammen, soweit sie durch ontogenetische Untersuchungen belegt sind.

5. Abstammung der Cichliden von anderen Perciformes

Ein Vergleich mit den bis heute untersuchten Fisch-Verdauungstrakten zeigt, dass die für Cichliden gefundene Situs-Anordnung absolut einmalig ist (Jakobshagen 1911, 1913; Pernkopf, 1930; Blake, 1936; Stockyard, 1937; Suyehiro, 1942; Al-Hussaini, 1946, 1949; Ahsan-ul-Islam, 1951; Teichmann, 1951; Al-Hussaini und Kholý, 1953; Mohsin, 1962; Hale, 1965; Western, 1969; Bucke, 1971; Donat, 1972; Reifel und Travill, 1978a; Zihler, in Vorb.).

Alle untersuchten weiteren Perciformes besitzen einen untereinander sehr ähnlichen Verdauungstrakt-Situs. Der an den Oesophagus anschliessende schlauch- oder blindsackförmige Magen trägt ein ventralwärts führendes Zwischenstück. Darauf folgt der Sphincter und der nach ventral, dann rostralwärts-rechts geführte erste Darmabschnitt.

Aus diesem Situs kann hypothetisch durch Torsion um 90° nach links, Vergrösserung des Magenblindsackes und Verlust der Pylorusanhänge der Cichlidenverdauungstrakt abgeleitet werden. Ein hypothetischer, gemeinsamer Vorfahre von Cichliden und anderen Perciformes müsste nach meinen Untersuchungen einen Verdauungstrakt mit folgenden Merkmalen aufweisen:

Oesophagus:	Mittellang
Magen:	Blindsackartig. Uebergangsstück zu Darm nach lateral links oder ventral abgehend. Sphincter zwischen Magen und Darm. Wenige oder gar keine Pylorusanhänge.
Darm:	Nur erster Abschnitt auf der linken (oder ventralen?) Körperseite; Rest auf der rechten Magenseite; ev. in einfache S-Form gelegt.

Ohne eine direkte Verwandtschaft implizieren zu wollen, kommt diesem Modell-Verdauungstrakt die Situation bei *Monocirrhus polyacanthus* am nächsten.

Die untersuchten fünf Vertreter der Labridae sind magenlos. Magenlosigkeit tritt in mehreren Fischgruppen auf (Cyprinidae, Cyprinodontidae, etc.) und wird als sekundäre Reduktion betrachtet. Dies scheint wahrscheinlich, da bei Cyprinodontidae ein Magenrudiment nachgewiesen werden konnte (Labhart und Ziswiler, 1979). Eine Ableitung des Labriden-Verdauungstraktes scheint sowohl von einer perciformen, als auch von einer cichlidenartigen Vorstufe denkbar. Wünschenswert wären Untersuchungen an weiteren Arten der Labriden, um dort möglicherweise Tiere mit Magen oder Magenrudiment zu finden.

Interessant ist die Beobachtung, dass bei den untersuchten Perciformes der Darm entsprechend Stadien aufgewunden ist, wie sie ähnlich auch für Cichliden gefunden wurden. Eine konvergente Entstehung scheint wiederum wenig plausibel, da Tiere mit Körperform- und Ernährungsunterschieden untersucht wurden. Somit scheint es wahrscheinlich, dass der Darm der Perciformes bei adaptiver Verlängerung immer mit gleicher, ordnungstypischer, genetisch fixierter Schlingenbildung reagieren kann.

F Z U S A M M E N F A S S U N G

1. Der Verdauungstrakt der Cichliden (Perciformes, Pisces) wurde in bezug auf Situs, Innen-Oberflächenrelief, Histologie und Charakteristik epithelialer Schleime vergleichend-morphologisch untersucht. Der Situs wurde mit dem anderer Perciformes verglichen. Als Untersuchungsmaterial standen 66 afrikanische, asiatische und neotropische Arten mit über 250 Individuen aus der Familie Cichlidae und 33 Individuen aus 16 Gattungen und 7 Familien anderer Perciformes zur Verfügung.
2. Der rostrale Teil des Verdauungstrakt-Situs (Oesophagus, Magen, erster Darmabschnitt) ist familientypisch immer gleich aufgebaut. Er unterscheidet sich deutlich von dem anderer Perciformes und kann für die taxonomische Charakterisierung der Familie Cichlidae Verwendung finden.
3. Der mikroskopische Feinbau histologischer Strukturen entspricht prinzipiell dem anderer Fische. Histologische Spezialfärbungen lassen drei Schleimkategorien unterscheiden: Sialomucine, Sulfomucine und neutrale Mucopolysaccharide. Oesophagus-Becherzellen sezernieren Sialo-, ev. zusätzlich Sulfomucine; Oesophagus-Saumzellen Sialo- und Sulfomucine. Magenkrypten enthalten Sulfomucine, währenddem im Magenepithel kleine Mengen von Sialomucin oder neutralen Mucopolysacchariden nachweisbar sind. Darm-Becherzellen produzieren immer Sulfomucin. Diese Schleimcharakteristik ist gruppentypisch und weist Unterschiede gegenüber anderen Familien auf. Das Vorkommen von drei histologisch unterscheidbaren Schleimkategorien hat vermutlich keine funktionelle Bedeutung, lässt aber verwandtschaftliche Schlüsse zu.
4. Die Verdauungstrakt-Oberflächenreliefs bei Cichliden aus drei Kontinenten sind erstaunlich ähnlich und hängen nicht mit der Ernährungsweise zusammen.
5. Ernährungsadaptive Einflüsse wirken sich auf die Länge der caudalen Darmabschnitte aus. Damit zusammenhängend lassen sich bei Haplochrominen und anderen afrikanischen Cichliden

unterschiedlich komplizierte, genau definierte Darmschlingenanordnungen finden. Kurze, einfache Därme kommen bei piscivoren, paedophagen und crustaceenfressenden Formen vor. Phytophage, insektivore, detritusfressende, phytoplanktivore und zooplanktivore Arten besitzen lange Därme. Molluskivore Vertreter haben lange oder kurze Därme, je nach Detritusanteil der Nahrung. Der Sinn der Darmverlängerung wird diskutiert.

6. Drei prinzipiell verschiedene Windungsmechanismen bei Darmverlängerung - Mäanderbildung, Wirbelbildung und Einrollung - werden beschrieben und definiert.
7. Adulte Fische mit komplizierten Darmschlingenmustern durchlaufen in der Ontogenese Stadien, wie sie bei Tieren mit generalisierterem Bau des Verdauungstrakts im Adultstadium vorkommen.
8. Ernährungsadaptiv verlängerte Därme mit gleichem Windungsmuster konnten mehrmals in verschiedenen Gattungen der Cichliden und auch bei anderen Perciformes gefunden werden. Dies lässt, zusammen mit Punkt 7., folgende Annahme zu: Der Darm der Cichliden - und allgemein der Perciformes - legt sich bei Bedarf (adaptiver Druck) nicht auf zufällige Weise, sondern in gruppentypisch konstanter, genetisch fixierter Weise in Schlingen.
9. Nur bei extrem hochrückigen oder langgestreckten Cichliden führt die Körperform zu einer Spreizung des Verdauungstraktes.
10. Bei den Haplochrominen und den weiteren afrikanischen Gattungen Pseudotropheus, Melanochromis, Cyrtocara, Petrotilapia, Aulonocara, Labeotropheus, Pelvicachromis und Sarotherodon wurde eine für diese Arten typische, ontogenetisch sehr früh angelegte Darmschlinge gefunden.

Diese fehlt der afrikanischen Gattung Hemichromis, den asiatischen und allen neotropischen Formen. Damit ist eine taxonomische Untergruppierung der Cichlidae möglich.

11. Die erhaltenen grobmorphologischen und histologischen Resultate belegen eine monophyletische Entstehung der Cichliden.

G L I T E R A T U R

- Ahsan-ul-Islam, 1949. The comparative histology of the alimentary tract of certain fresh water teleost fishes.-- Proc. Ind. Acad. Sci. B33: 297-321.
- Al-Hussaini, A.H., 1946. The anatomy and histology of the alimentary tract of the bottom-feeder, *Mulloidés auriflamma* (Forsk).-- J. Morph. 78: 121-154.
- Al-Hussaini, A.H., 1947. The anatomy and histology of the plankton-feeder *Atherina forskali* (Rüpp).-- J. Morph. 80: 251-286.
- Al-Hussaini, A.H., 1949. On the functional morphology of the alimentary tract of some fishes in relation to differences in their feeding habits: Anatomy and histology.-- Quart. J. micr. Sci. 90: 109-139.
- Al-Hussaini, A.H. & A.A. Kholy, 1953. On the functional morphology of the alimentary tract of some omnivorous teleost fishes.-- Proc. Egypt. Acad. Sci. 9: 17-39.
- Amlacher, E., 1954. Beitrag zur Anatomie der Karpfenleber (*Cyprinus carpio* L.).-- Z. Fischerei 3: 311-336.
- Barel, C.D.N., F. Witte & M.J.P. van Oijen, 1976. The shape of the skeletal elements in the head of a generalized *Haplochromis* species: *H. elegans* Trewavas 1933 (Pisces, Cichlidae).-- Neth. J. Zool. 26: 163-265.
- Barel, C.D.N., M.J.P. van Oijen, F. Witte & Els L.M. Witte-Maas, 1977. An introduction to the taxonomy and morphology of the haplochromine Cichlidae from Lake Victoria.-- Neth. J. Zool. 27: 333-389.
- Barrington, E.J.W., 1957. The alimentary canal and digestion. In: Brown, M.E., The physiology of fishes, p. 109-161. Academic Press, New York.
- Blake, I.H., 1936. Studies on the comparative histology of the digestive tube of certain teleost fishes. III. A bottom feeding fish, the sea robin (*Prionotus carolinus*).-- J. Morph. 60: 77-102.

- Bucke, D., 1971. The anatomy and histology of the alimentary tract of the carnivorous fish, the pike, *Esox lucius*.-- J. Fish. Biol. 3: 421-431.
- Bullock, W.L., 1967. The intestinal histology of the mosquito fish, *Gambusia affinis*.-- Acta zool. Stockholm 48: 1-17.
- Das, S.M. & S.K. Moitra, 1956. Studies on the food of some common fishes of Uttar Pradesh, India. III. Comparative anatomy of the alimentary tract and its modifications in relation to feeding habits.-- Proc. Nat. Acad. Sci., Allahabad (India) 27: 224-233.
- Donat, K., 1972. Die Eingeweide der Karpfenartigen.-- Zbl. Vet. Med. C 1/4: 340-349.
- Fisher, E.R. & R.D. Lillie, 1954. The effect of methylation on basophilia.-- J. Histochem. Cytochem. 2: 81-87.
- Fryer, G. & T.D. Iles, 1972. The cichlid fishes of the great lakes of Africa, 641 pp. Oliver & Boyd, Edinburgh.
- Galis, F. & H. Smit, 1979. Hypoxia tolerance of two closely related *Haplochromis* species (Pisces, Cichlidae): *Haplochromis elegans* Trewavas, 1933 and *H. angustifrons* Boulenger, 1914.-- Comp. Bioch. Physiol. 64A: 137-139.
- Galis, F. & C.D.N. Barel, 1980. Comparative functional morphology of the gills of African lacustrine Cichlidae (Pisces, Teleostei); an ecomorphological approach.--Neth. J. Zool. 30: 392-430.
- Gomori, G., 1950. Aldehyde-fuchsin: A new stain for elastic tissue.-- Amer. J. Clin Path. 20: 665-666.
- Greenwood, P.H., 1972. Morphology, endemism and speciation in African cichlid fishes.-- Verh. dt. zool. Ges. 1972: 115-124.
- Greenwood, P.H., 1974. Cichlid fishes of Lake Victoria, east Africa: the biology and evolution of a species flock.-- Bull. Br. Mus. nat. Hist. (Zool.) Suppl. 6: 1-134.
- Greenwood, P.H., 1979. Towards a phyletic classification of the "genus" *Haplochromis* and related taxa. Part I.-- Bull. Br. Mus. nat. Hist. (Zool.) 35: 265-322.

- Greenwood, P.H., 1980. Towards a phyletic classification of the "genus" *Haplochromis* and related taxa. Part II.-- Bull. Br. Mus. nat. Hist. (Zool.) 39: 1-99.
- Güntert, M., 1980. Morphologische Untersuchungen zur adaptiven Radiation des Verdauungstraktes bei Papageien (Psittaci).-- Diss. Univ. Zürich.
- Hale, P.A., 1965. The morphology and histology of the digestive systems of two freshwater teleosts, *Poecilia reticulata* and *Gasterosteus aculeatus*.-- J. Zool. Lond. 136: 132-149.
- Haider, G., 1966. Beiträge zur Anatomie der Teleostierleber. Untersuchungen an Karauschen (*Carassius carassius* L.) und Schleien (*Tinca tinca* L.).-- Z. Fischerei 14: 37-69.
- Hoogerhoud, R.J.C. & C.D.N. Barel, 1978. Integrated morphological adaptations in piscivorous and mollusc-crushing *Haplochromis* species.-- Proc. Zodiac Symposium on Adaption (Pudoc Wageningen, the Netherlands): 52-56.
- Hoogerhoud, R.J.C. & F. Witte, 1981. Revision of species from the "*Haplochromis*" empodisma group. Revision of the haplochromine species (Teleostei, Cichlidae) from Lake Victoria. Part II.--Neth. J. Zool. 31: 232-274.
- Jacobshagen, E., 1911. Untersuchungen über das Darmsystem der Fische und Dipnoer.-- Jena. Zeitschr. Naturw. 47: 529-568.
- Jacobshagen, E., 1913. Untersuchungen über das Darmsystem der Fische und Dipnoer.-- Jena Z. Naturw. 49: 373-810.
- Jacobshagen, E., 1915. Zur Morphologie des Oberflächenreliefs der Rumpfdarmschleimhaut der Amphibien.-- Jen. Z. Naturw. 53: 663-716.
- Kapoor, B.G., 1957. The digestive tube of an omnivorous cyprinoid fish, *Barbus stigma*.-- Jap. J. Ichth., 6: 48-53.
- Kapoor, B.G., 1958a. The morphology and histology of the alimentary tract of a plankton-feeder *Gadusia chapra*.-- Ann. Mus. Civ. Stor. Nat. Genova, 70: 8-32.

- Kapoor, B.G., 1958b. The anatomy and histology of the digestive tract of a cyprinoid fish, *Catla catla*.-- Ann. Mus. Civ. Stor. Nat. Genova. 70: 100-115.
- Khanna, S.S., 1961. Alimentary canal of some teleostean fishes.-- J. Zool. Soc. India, 13: 206-219.
- Krementz, A.B. & G.B. Chapman, 1975 . Ultrastructure of the posterior half of the intestine of the channel catfish, *Ictalurus punctatus*.-- J. morph. 145,4: 441-481.
- Labhart, P. & V. Ziswiler, 1979. Vergleichend-morphologische Untersuchungen am Verdauungstrakt verschiedener Zahnkärpflinge (U.O. Cyprinodontoidei).-- Revue Suisse Zool. 86: 843-854.
- Langer, M., 1978. Experimentelle und vergleichende Untersuchungen zur topographischen und makroskopischen Anatomie der Leber von *Haplochromis burtoni* (Cichlidae) und verwandter Teleosteer. -- Zool. Jb. Anat. 100: 375-398.
- Lev., R. & S.S. Spicer, 1964. Specific staining of sulfate groups with alcian blue at low pH. -- J. Histochem. Cytochem. 12: 309.
- Lewis, S.C., 1980. A further examination of the taxonomic status of *Labidochromis joanjohnsonae* Johnson 1974 with a redescription of the species (Pisces, Cichlidae).-- Rev. Zool. afr. 94,4: 959-971.
- Lowe-McConnell, R.H., 1975. Fishcommunities in tropical freshwaters. -- Longman. 337 pp.
- Mehrotra, B.K. & S.S. Khanna, 1969. Histomorphology of the esophagus and the stomach in some Indian teleosts with inference on their adaptional features.-- Zool. Beitr. 15: 375-391.
- Mohsin, S.M., 1962. Comparative morphology and histology of the alimentary canal in certain groups of Indian teleosts.-- Acta Zool, 63: 79-130.

- Moriarty, D.J.W., P.E.C. Darlington, I.G. Dunn, C.M. Moriarty & M.P. Tevlin, 1973. Feeding and grazing in Lake George, Uganda.-- Proc. R. Soc. Lond. B 184: 299-319.
- Mowry, R.W., 1956. Alcian blue technique for the histochemical study of acidic carbohydrates.-- J. Histochem. Cytochem. 4: 407.
- Mowry, R.W. & C.H. Winkler, 1956. The coloration of acidic carbohydrates of bacteria and fungi in tissue sections with special reference to capsules of *Cryptococcus neoformans*, *Pneumococcus*, and *Staphylococcus*.-- Amer. J. Path. 32: 628-629.
- Nalavade, M.N. & A.T. Varute, 1975. Histochemical studies on the mucins of the vertebrate tongues. VII. Histochemical analysis of mucosubstances in the tongues of some fishes. -- Acta histochem. 57: 245-262.
- Nelson, J.S., 1976. Fishes of the world, 416 p. John Wiley, New York, London, Sydney, Toronto.
- Oelhafen, M.G., 1981. Vergleichend morphologische Untersuchungen am Verdauungstrakt einheimischer Rabenvögel (Corvidae).-- Ornith. Beob. 78: 17-40.
- Oijen, M.J.P. van, F. Witte & E.L.M. Witte-Maas, 1981. An introduction to ecological and taxonomic investigations on the Haplochromine cichlids from the Mwanza gulf of lake Victoria.-- Neth. J. Zool. 31 (1): 149-174.
- Pearse, A.G.E., 1968. Histochemistry, Band 1 und 2, 3. Auflage.-- J. and A. Churchill, London.
- Pernkopf, E., 1930. Beiträge zur vergleichenden Anatomie des Vertebratenmagens.-- Z. Anat. Entwgesh. 91: 339 ff.
- Poll, M., 1956. Poissons Cichlidae.-- Rés. scient. Explor. hydrobiol. lac Tanganika (1946-1947) 3, Fasc. 5b: 1-619.
- Reifel, C.W. & A.A. Travill, 1977. Structure and carbohydrate histochemistry of the esophagus in ten teleostean species.-- J. Morph., 152: 303-314.
- Reifel, C.W. & A.A. Travill, 1978a. Gross morphology of the alimentary canal in ten teleostean species.-- Anat. Anz., 144: 441-449.

- Reifel, C.W. & A.A. Travill, 1978b. Structure and carbohydrate histochemistry of the stomach in eight species of teleosts.-- J. Morph., 158: 155-168.
- Reifel, C.W. & A.A. Travill, 1979. Structure and carbohydrate histochemistry of the intestine in ten teleostean species.-- J. Morph., 162: 343-360.
- Rensch, B., 1948. Organproportionen und Körpergrösse bei Vögeln und Säugetieren.-- Zool. Jahrb. Allg. Zool. 61: 337-412.
- Romeis, B., 1968. Mikroskopische Technik, 757 p. München, Wien: Oldenbourg.
- Sastry, K.V., 1973. Comparative morphology and histology of the alimentary canal in two teleost fishes.-- Folia morphol., Warszawa 21: 31-39.
- Scott, J.E. & J. Dorling, 1965. Differential staining of acid glycosaminoglycans by alcian blue in salt solutions.-- Histochem. 5: 221-233.
- Spicer, S.S., 1960. A correlative study of the histochemical properties of rodent acid mucopolysaccharides.-- J. Histochem. Cytochem. 8: 18-35.
- Spicer, S.S., 1963. Histochemical differentiation of mammalian Mucopolysaccharids.-- Ann. NY. Acad. Sci. 106/2: 379.
- Spicer, S.S., T.J. Leppi & J.G. Henson, 1967. Sulfate-containing mucosubstances of dog gastric mucosa.-- Lab. Invest. 16: 795-802.
- Spicer, S.S., T.J. Leppi & P.J. Stoward, 1965. Suggestions for a histochemical terminology of carbohydrate rich tissue components.-- J. Histochem. Cytochem. 13: 599-603.
- Spicer, S.S. & D.B. Meyer, 1960. Histochemical differentiation of acid mucopolysaccharides by means of combined aldehyde fuchsin-alcian blue staining.-- Am. J. Clin. Path. 33: 453-460.
- Spicer, S.S. & L. Warren, 1960. The histochemistry of sialic acid-containing mucoproteins.-- J. Histochem. Cytochem. 8: 135-137.

- Stiassny, M.L.J., 1981. The phyletic status of the family Cichlidae (Pisces, Perciformes): A comparative anatomical investigation.-- Neth. J. Zool. 31: 275-314.
- Stockyard, A.H., 1937. A laboratory manual of comparative anatomy of the Chordates.-- Edwards Brothers Inc., Ann Arbor.
- Suyehiro, Y., 1942. A study of the digestive system and feeding habits of fish.-- Jap. J. Zool. 10: 1-303.
- Teichmann, H., 1951. Der Vorderdarm von Hemigrammus caudovittatus.-- Zool. Jb. (Anat.) 71: 193-234.
- Ward, J.A. & R.L. Wyman, 1977. Ethology and ecology of cichlid fishes of the genus *Etilia* in Sri Lanka: preliminary findings.-- Env. Biol. Fish. 2: 137-145.
- Western, J.R.H., 1969. Studies on the diet, feeding mechanisms and alimentary tract in two closely related Teleosts, the freshwater *Cottus gobio* and the marine *Parachanna obscura*.-- Acta zool. Stockh. 50/3: 185-205.
- Witte, F., 1981. Initial results of the ecological survey of the Haplochromine cichlid fishes from the Mwanza gulf of lake Victoria (Tanzania): Breeding patterns, trophic and species distribution. With recommendations for commercial trawl-fishery.-- Neth. J. Zool. 31: 175-202.
- Witte, F. & E.L.M. Witte-Maas, 1981. Haplochromine cleaner fishes: a taxonomic and eco-morphological description of two new species. Revision of the haplochromine species (Teleostei, Cichlidae) from Lake Victoria. Part I.-- Neth. J. Zool. 31: 203-231.
- Zihler, F., 1975. Vergleichend morphologisch-histologische Untersuchungen am Verdauungstrakt dreier Arten von Sägesalmlern (Serrasalmidae, Characoidea, Ostariophysi, Pisces) mit verschiedenen Ernährungsweisen.-- Dipl. Arb. Univ. Zürich.
- Ziswiler, V., 1967a. Vergleichend morphologische Untersuchungen am Verdauungstrakt körnerfressender Singvögel zur Abklärung ihrer systematischen Stellung.-- Zool. Jb. Syst. 94: 427-520.

Ziswiler, V., 1967b. Der Verdauungstrakt körnerfressender Singvögel als taxonomischer Merkmalskomplex.-- Rev. Suisse Zool. 74: 620-628.

Ziswiler, V. & D.S. Farner, 1972. Digestion and the digestive system. In: D.S. Farner & J.R. King (Eds.): Avian biology. New York & London, Vol. 2: 343-430.

ABBILDUNGSLEGENDEN

dicker Strich: Oesophagus, Magen
dünner Strich: Darm
unterbrochene Linie: verdeckt durch davor liegende Teile

Abkürzungen:

A Anus
E Oesophagus
H Haplochromis-Schlinge
I Darm
S Magen
Z Zwischenstück zwischen Oesophagus-Magen und Darm

Abb. 1:

Cichlasoma nigrofasciatum. Ontogenese-Stadien, Situs von rechts, auf gleiche Grösse gebracht; halbschematisch.

Abb. 2:

"Haplochromis" *elegans* / "H". *nigripinnis* kombiniert.
("H". *elegans* von B₀ bis E, "H". *nigripinnis* von B₀ bis F.)
Ontogenese-Stadien, Situs von rechts; auf gleiche Grösse gebracht; halbschematisch.

Abb. 3:

△ "Haplochromis" *nigripinnis*; ● "H". *elegans*; □ *Cichlasoma nigrofasciatum*. Darm-Gewichtslängen und Darmschlingenstadien in der Ontogenese.

Abb. 4:

Hemichromis bimaculatus. Stadium C. Situs von rechts (a) und von links (b).

Abb. 5:

"Haplochromis" *obliquidens*. Stadium G. Situs von rechts.

Abb. 6:

Sarotherodon mossambicus. Stadium H. Situs von rechts (a);
Situs von dorsal (b): Oesophagus, Magen, Zwischenstück,
erster Darmabschnitt (Rest des Darmes weggelassen).

Abb. 7:

Steatocranus casuarius. Situs von rechts.

Abb. 8:

Pelvicachromis pulcher. Situs von rechts.

Abb. 9:

Lamprologus brichardi. Situs von rechts.

Abb. 10:

Etroplus maculatus. Situs von rechts (a); Situs von
links (b).

Abb. 11:

Etroplus suratensis. Situs von rechts (a); Situs von
links (b).

Abb. 12:

Symphysodon aequifasciata. Stadium M. Situs von rechts.

Abb. 13:

Crenicara filamentosa. Situs von rechts.

Abb. 14:

Crenicichla saxatilis. Situs von rechts.

Abb. 15:

Cichla ocellaris

Juvenil, Situs von rechts; Stadium C (a).

Adult, Situs von rechts; Stadium C_{CO} (b).

Abb. 16:

Uaru amphiacanthoides. Situs von rechts.

Abb. 17:

Nandidae: *Monocirrhus polyacanthus*. Situs von rechts.

Abb. 18:

Lobotidae: *Datnoides quadrifasciatus*. Situs von rechts.

Abb. 19:

Monodactylidae: *Monodactylus argenteus*. Situs von rechts.

Abb. 20:

Toxotidae: *Toxotes jaculatrix*. Situs von rechts (a), Situs von links (b).

Abb. 21:

Scatophagidae: *Scatophagus argus*. Situs von rechts (a), Situs von links (b).

Abb. 22:

Pomacentridae: *Pomacentrus caeruleus*. Situs von rechts.

Abb. 23:

Labridae: *Crenilabrus melops*. Situs von rechts.

Abb. 24:

(Sub-)adulte Cichliden (ausgezogene Linie) und Ontogenesestadien (unterbrochene Linie): Darmschlingenstadien und dazugehöriger Darm-Gewichtslängenbereich.

Abb. 25:

Schematische Umriss-Skizzen der Körper- und Bauchhöhlenformen (punktiert) von

"*Haplochromis*" *elegans*: durchschnittlich

Pterophyllum scalare: hochrückig

Crenicara filamentosa: langgestreckt.

Abb. 26:

a) Darmverlängerung mit Mäanderbildung.

Unterste Skizze: Situs des Verdauungstraktes von *Synodontis afrofisheri* (Siluriformes); Sicht von dorsal.

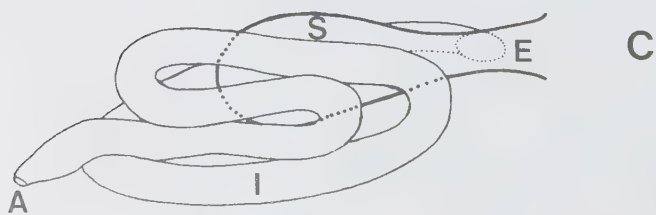
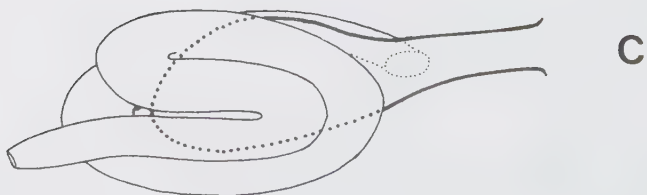
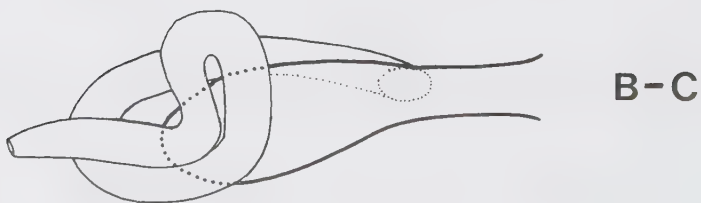
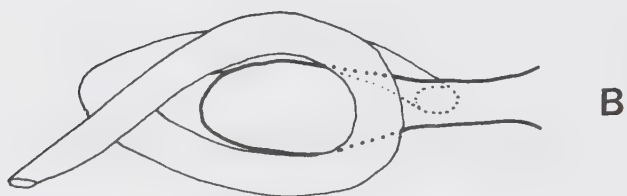
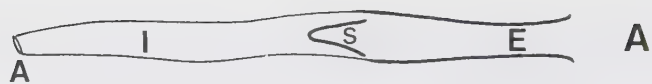
b) Darmverlängerung mit Wirbelbildung.

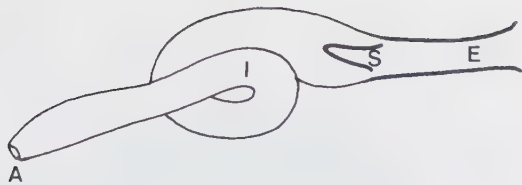
c) Darmverlängerung mit Einrollung

Das Darmrohr ist mit ausgezogener Linie dargestellt.

Abb. 27:

Durch ontogenetische Untersuchungen belegte Zusammenhänge verschiedener Darmsitus-Stadien.

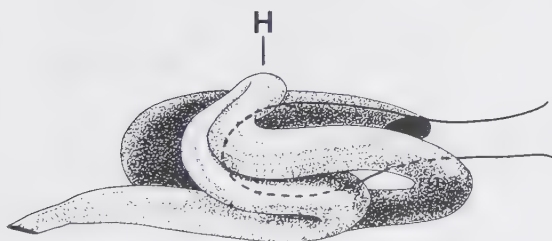




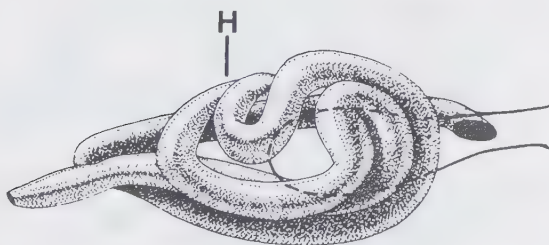
B₀



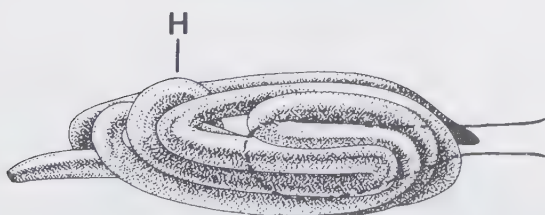
B-D



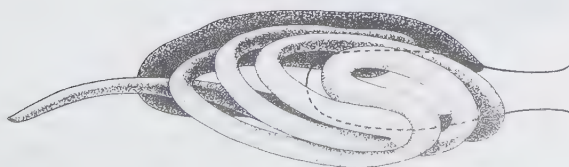
D



E



F



F

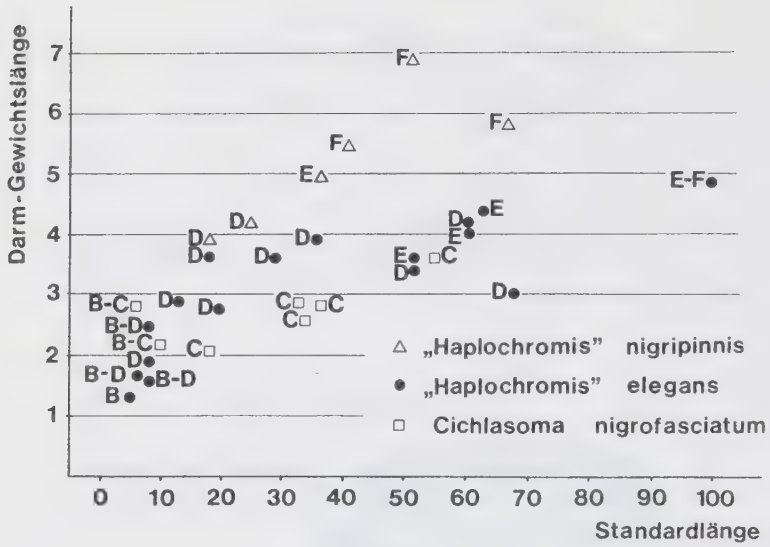


Abb. 3

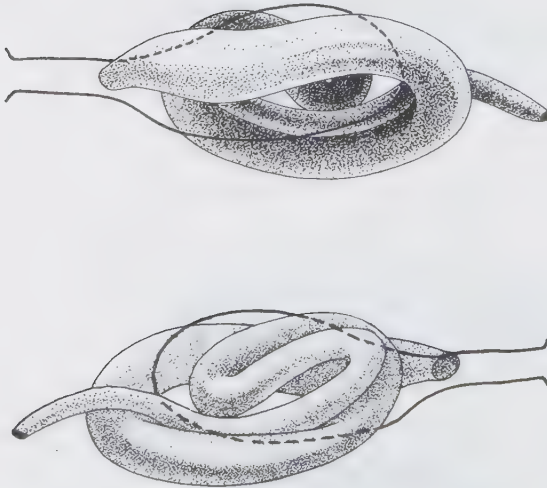


Abb. 4 a, b

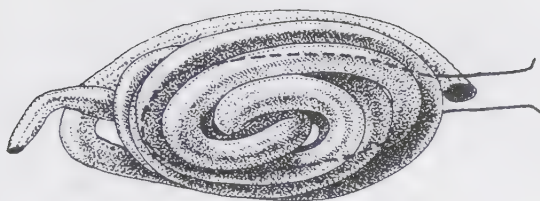


Abb. 5

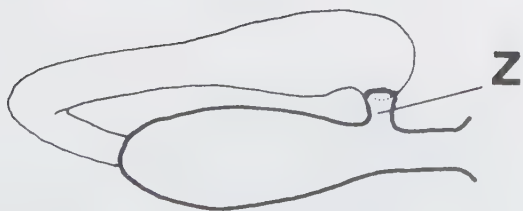
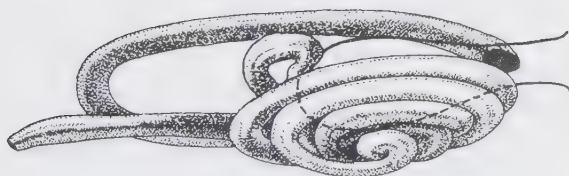


Abb. 6 a, b

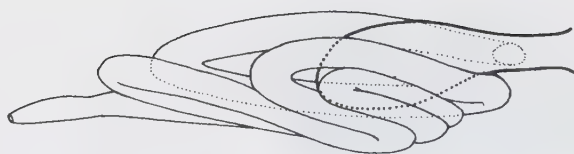


Abb. 7

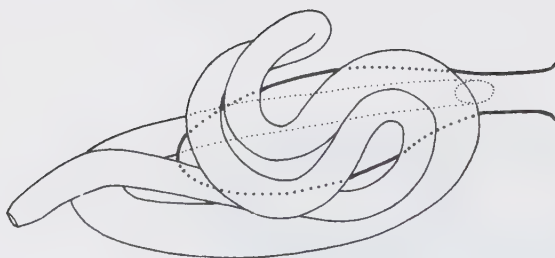


Abb. 8

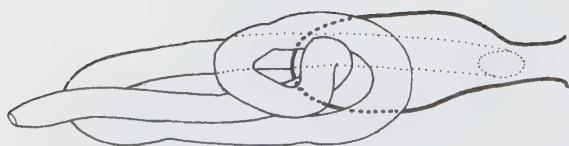


Abb. 9

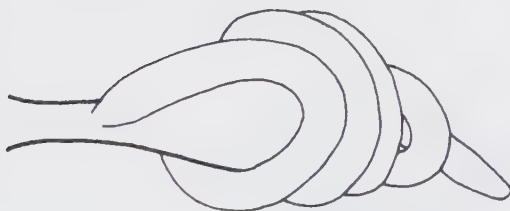
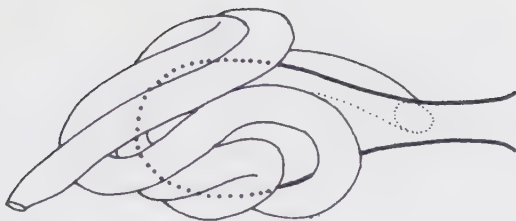


Abb. 10 a, b

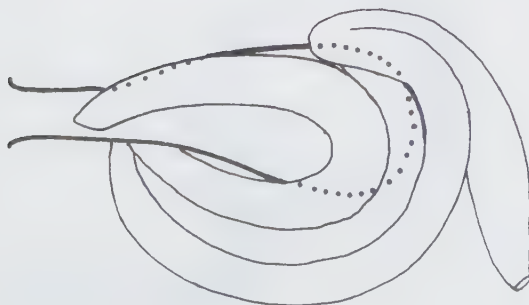
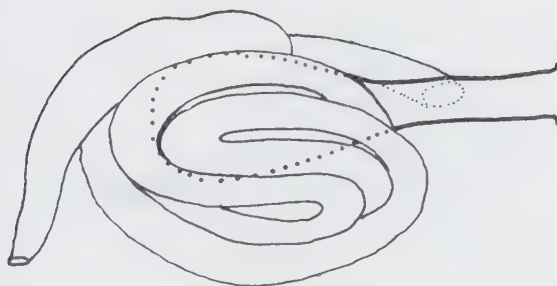


Abb. 11 a, b



Abb. 12



Abb. 13

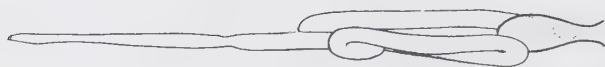


Abb. 14



Abb. 15a,b

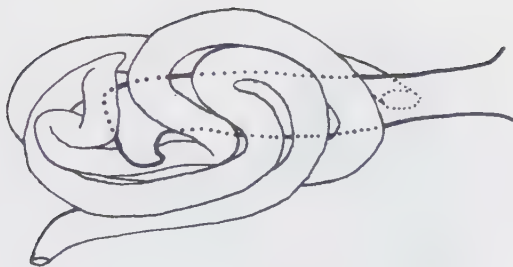


Abb. 16

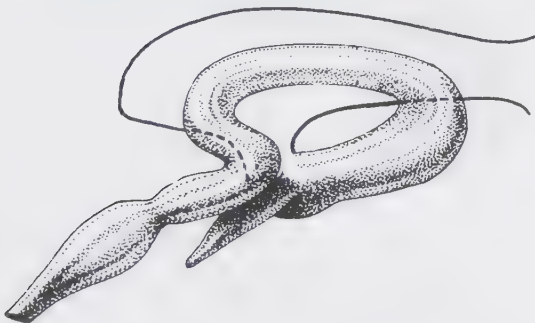


Abb. 17

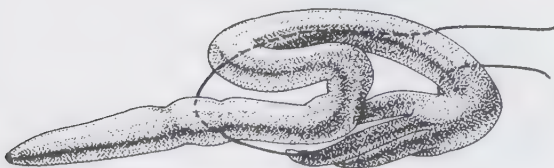


Abb. 18



Abb. 19

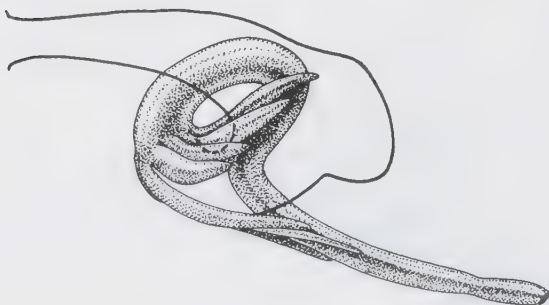
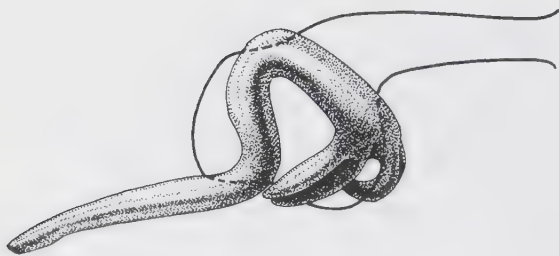


Abb. 20 a, b



Abb. 21 a, b

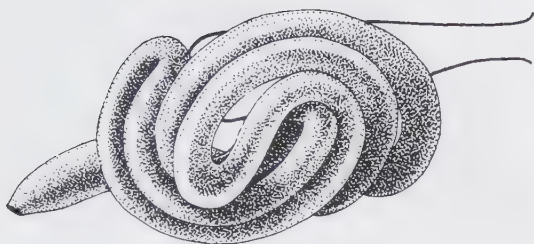


Abb. 22 a,b

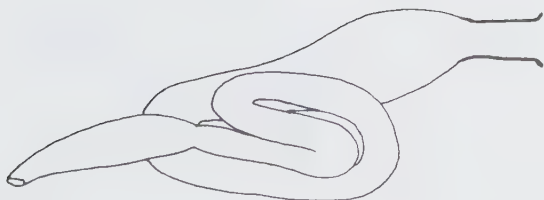


Abb. 23

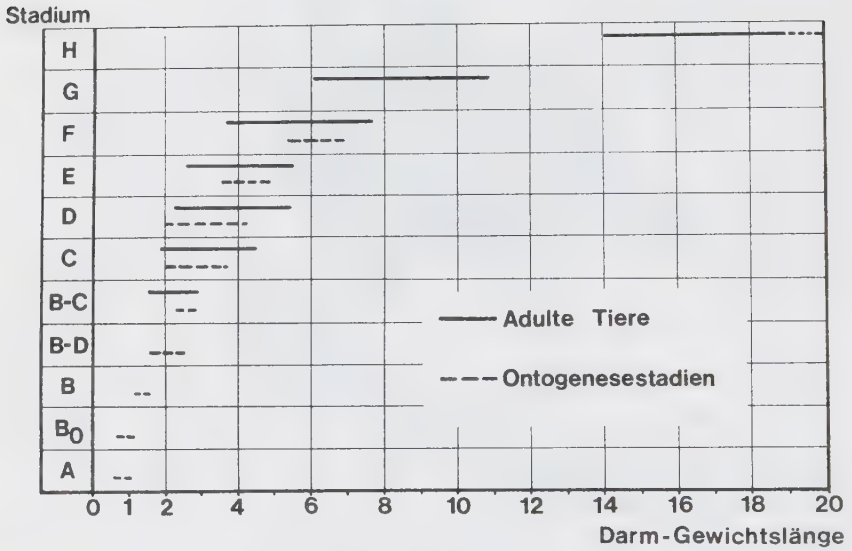


Abb. 24

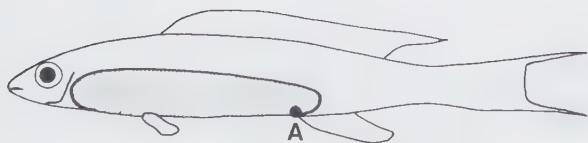
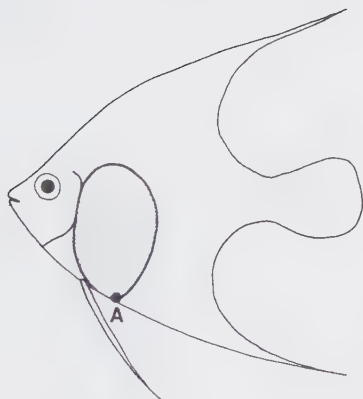
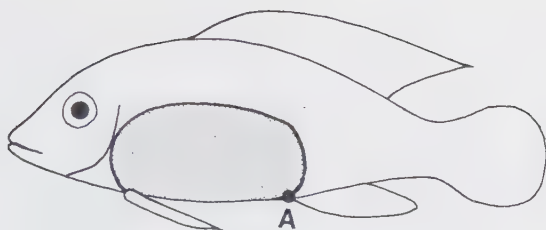


Abb. 25 a,b,c

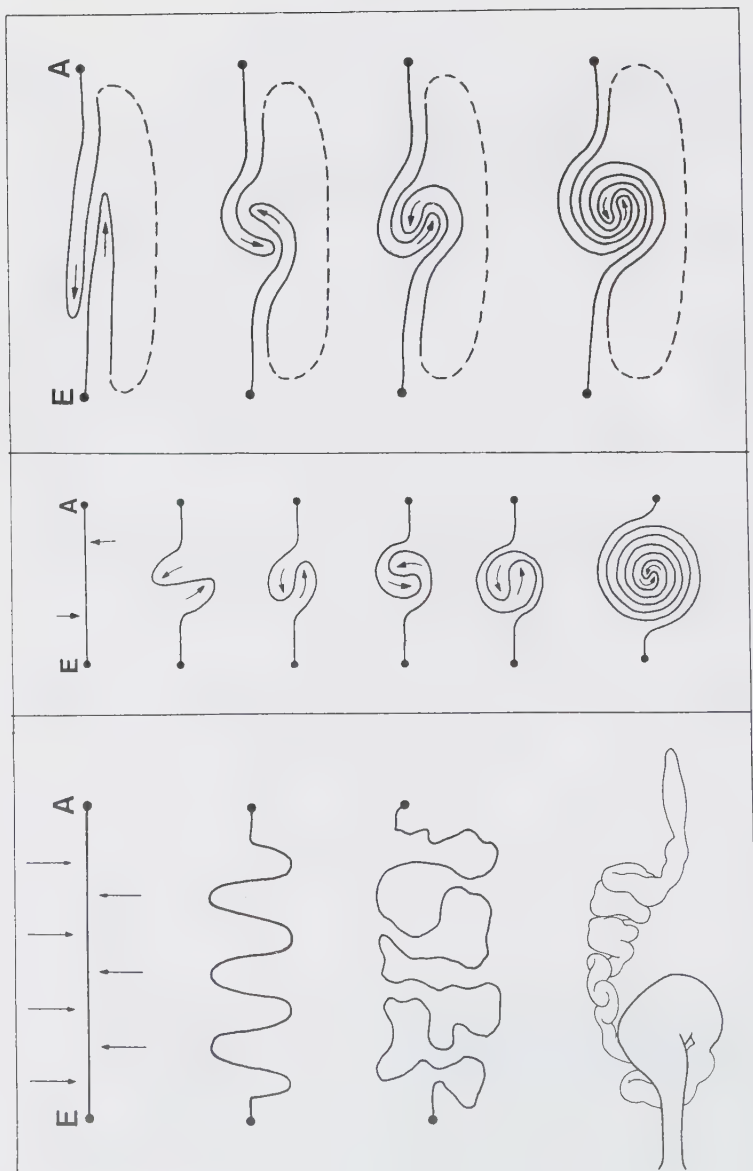


Abb. 26 a, b, c

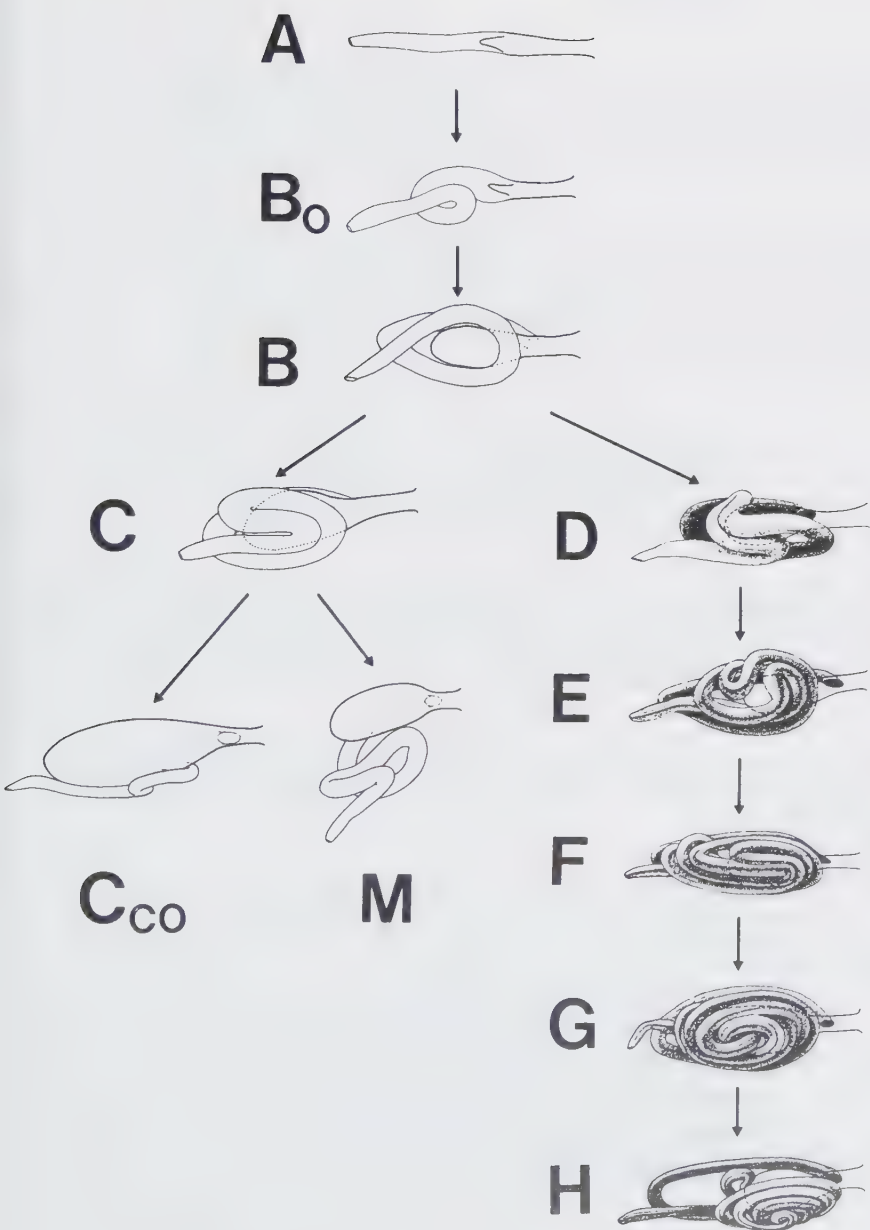


Abb. 27

LEGENDEN ZU DEN TABELLEN

Tab. I a:

Untersuchungsmaterial Haplochrominen, nach Ernährungsweise gruppiert. Stadium; Variationsbreite der Darm-Gewichtslänge; Standardlängenvariation; Herkunft (B=Nachzucht; W=Wildfang).

Tab. I b:

Untersuchungsmaterial weiterer afrikanischer und indischer Cichliden. Standardlängenvariation; Variationsbreite der Darm-Gewichtslänge; Stadium; Nahrungspräferenz; Herkunft (B=Nachzucht; W=Wildfang).

Tab. I c:

Untersuchungsmaterial neotropischer Cichliden. Standardlängenvariation; Variationsbreite der Darm-Gewichtslänge; Stadium; Nahrungspräferenz; Herkunft (B=Nachzucht; W=Wildfang).

Tab. II:

Untersuchungsmaterial anderer Perciformes. Standardlängenvariation; Variationsbreite der Darm-Gewichtslänge; Nahrungspräferenz; Herkunft (W=Wildfang).

Tab. III:

Histologie-Resultate: Oesophagus-Schleimfärbungen bei Cichliden.

Abkürzungen:

Si	Sialomucine	} saure Mucopolysaccharide
Su	Sulfomucine	
NMPS	Neutrale Mucopolysaccharide	
0	Farbintensität: keine Reaktion	
1	Farbintensität: schwache Reaktion	
2	Farbintensität: mittlere Reaktion	
3	Farbintensität: starke Reaktion	
4	Farbintensität: sehr starke Reaktion	
-	Färbung nicht durchgeführt	

B	blau
G	grün
L	lila (PAS)
N	schwarz
V	violett
Y	gelb
d	dunkel-
S	Saumzellen (Oesophagus)
B	Becherzellen (Oesophagus)
Kr	Kryptenzellen (Magen)
Ep	Epithelzellen (Magen)
Dp	Becherzellen (Darm proximal)
Dd	Becherzellen (Darm distal)
gl	gleich sauer wie im cranialen Darmabschnitt
st	stärker sauer wie im cranialen Darmabschnitt
schw	schwächer sauer wie im cranialen Darmabschnitt

Tab. IV:

Histologie-Resultate: Magen-Schleimfärbungen bei Cichliden.

Abkürzungen wie Tab. III.

Tab. V:

Histologie-Resultate: Darm-Schleimfärbungen bei Cichliden.

Abkürzungen wie Tab. III.

Haplochrominen							
Nahrung	Arten	Stadium	Variationsbreite der Darm-Gewichtslängen	Standardlängenvariation der untersuchten Tiere	Untersuchte Anzahl	eventuelle Zusatznahrung	Herkunft
Crustaceen	"H. erythrocryptogramma"	D	2.1-2.7	80-87	2	Insekten	W
Fische	"H". squamipinnis	D	2.8-4.3	105-125	4	Insekten	W
	"H". plagiostoma	D	4.3	130	1		W
	"H". macrognathus	D?	3.0-5.2	125-141	2		W
	"H". argenteus	D	4.8	133	1		W
	"H". longirostris	D	5.3	118	1	Insekten	W
	"H". nanoserranus	D	4.1-4.5	88-92	2		W
Eier	"H". microdon	D	3.2-4.0	88-98	5		W+B
	"H". parvidens	D/E	4.1-4.3	85-93	2		W
Mollusken (pharyngeal crusher)	"H". ptistes	E	3.4-4.3	98-103	2		W
	"H". teegelaari	E	2.4-5.1	90-97	3		W
	Astatoreochromis alluaudi	D	4.1-4.9	77-111	4		W
Mollusken (oral sheller)	"H". prodromus	E/F	5.3-5.5	93-96	2		B
	Hoplotilapia retrodus	E/F	4.4-6.8	85-125	3		B
	"H". ursus	E?	4.8	110	1		W
	Platytaeniodus degeni	D/F	3.5-7.7	60-73	2	**Detritus	W
	Macrolepurodes bicolor	E	5.1-5.5	71-76	2		W
Insekten	"H". elegans	D/E	3.0-4.8	61-101	6		W
	"H". iris	F	5.6	69-74	2		W
Zooplankton	"H". pappenheimi	E	5.3-5.5	42	2		W
	"H". argens	F	4.3	71	1		W
Detritus	"H". aeneocolor	E/F	4.3-4.8	64-75	2		W
	"H". red tridens	F	7.5-7.7	69-74	2	*	W
	"H". morsei	F	3.7-5.9	69-74	2	*	W
Phytoplankton	"H". nigripinnis	F	5.4-6.9	41-67	3		W
Algen	"H". nigricans	F	6.4-7.7	80-85	2		W
	"H". limax	E	3.7-5.0	54-60	3	Aufwuchs	W
	"H". obliquidens	G	8.9-11.1	71	2		W
?	"H". burtoni	F	5.9-6.4	67-102	2		B

* Witte, pers. Mitt.

** Katunzi, pers. Mitt.

Tab. I a

Arten	Weitere afrikanische Cichliden					
	Untersuchte Anzahl	Standardlängenvariation der untersuchten Tiere	Variationen der Darm-Gewichtslängen	Stadium	Nahrungspräferenz	Herkunft
Hemichromis bimaculatus	2	37-50	3.5-4.3	C	?	B
Hemichromis fasciatus	1	38	2.8	C	Fische ?	B
Lamprologus brichardi	3	40-43	1.8-3.2	-	?	B
Steatocranus casuarius	5	33-43	5.7-7.3	-	?	B
Pelvicachromis pulcher	6	25-58	3.5-5.7	-	?	B
Pseudotropheus lombardoi *	1	31	3.7	D	?	B
Pseudotropheus zebra	2	110	6.1	G	Algen	B/W
Melanochromis auratus**	6	28-106	3.3-3.7	D/E	Algen	B
Melanochromis joanjohnsonae***	3	34-39	2.8-3.1	D	?	B
Aulonocara nyassae	1	52	2.3	D	Insekten	B
Sarotherodon mossambicus	7	26-62	6.7-20.6	F/G/H	Algen	B
Labeotropheus fuelleborni	2	51-58	3.8-5.3	D/F/G	Algen	B/W
Cyrtocara intermedia	1	?	?	D	Zooplankton	W
Cyrtocara mloto	1	?	?	F	Zooplankton	W
Petrotilapia sp.	1	?	?	H	Algen	W
<u>Asiatische Cichliden</u>						
Etroplus maculatus	3	34-38	3.1-6.0	-	Algen+Eier	B
Etroplus maculatus ("Gold-Variante")	3	36-37	3.9-4.9	-	?	B
Etroplus suratensis	1	46	6.7	-	Aufwuchs	W

* früheres nomen nudum: Pseudotropheus liliincinius

** auch Pseudotropheus auratus

*** Nach der neuesten Revision von Lewis (1980).

Synonyma: Melanochromis exasperatus, Labido-

chromis exasperatus, Labidochromis joanjohnsonae, etc.

Tab. I b

Neotropische Cichliden						
Arten	Untersuchte Anzahl	Standardlängenvariation der untersuchten Tiere	Variationsbreite der Darm-Gewichtslängen	Stadium	Nahrungspräferenz	Herkunft
<i>Cichlasoma biocellatum</i>	3	41-65	2.1-2.4	B-C	?	B
<i>Cichlasoma festivum</i>	3	32-41	1.9-4.5	C	?	B
<i>Cichlasoma meeki</i>	7	36-43	1.5-2.2	B/C	?	B
<i>Cichlasoma nigrofasciatum</i>	4	32-55	2.6-3.6	C	?	B
<i>Cichlasoma severum</i>	3	36-45	3.8-4.1	C	+ Pflanzen ?	B
<i>Aequidens pulcher</i>	3	27-125	2.1-2.9	B-C	?	B
<i>Aequidens maroni</i>	2	30-34	2.6	C	?	B
<i>Geophagus jurupari</i>	5	58-79	2.2-2.9	C	Detritus + ?	W
<i>Astronotus ocellatus</i>	10	19-69	1.5-1.8	B-C	Fische ?	B
<i>Papiliochromis ramirezi</i>	9	26-42	2.9	C	?	B
<i>Crenicara filamentosa</i>	5	20-29	0.9-2.2	-	?	W
<i>Cichla ocellaris</i>	2	44-202	?	C/C _{co}	Adult: Fische	W
<i>Crenicichla saxatilis</i>	1	119	?	-	Fische	W
<i>Pterophyllum altum</i>	2	57-58	1.8-2.2	M	Insektenlarven ?	W
<i>Pterophyllum scalare</i>	8	22-71	1.4-4.3	M	Insektenlarven ?	W
<i>Symphysodon aequifasciata</i>	11	24-135	1.5-2.8	M	?	W+B
<i>Symphysodon discus</i>	3	95-105	1.8-2.7	M	?	W
<i>Uaru amphiacanthoides</i>	2	45-46	6.2-6.4	-	?	W

Tab. 1c

<u>Andere Perciformes</u>	Untersuchte Anzahl	Standardlängenvariation der untersuchten Tiere	Variationsbreite der Darm-Gewichtslängen	Nahrungspräferenz	Herkunft
<u>Nandidae:</u> <i>Monocirrhus polyacanthus</i>	2	43-57	1.0 - 1.1	Fische	W
<u>Lobotidae:</u> <i>Datnoides quadrifasciatus</i>	2	56-60	1.5 - 1.8	Fische	W
<u>Monodactylidae:</u> <i>Monodactylus argenteus</i>	8	27-38	1.4 - 2.2	Insekten ?	W
<u>Toxotidae:</u> <i>Toxotes jaculatrix</i>	4	57-75	0.9 - 1.5	Insekten	W
<u>Scatophagidae:</u> <i>Scatophagus argus</i>	4	25-53	3.6 - 5.2	Pflanzen, Detritus	W
<i>Selenotoca multifasciata</i>	1	20	6.7	Pflanzen, Detritus	W
<u>Pomacentridae:</u> <i>Amphiprion ocellaris</i>	2	56	2.2	?	W
<i>Amphiprion frenatus</i>	1	53	1.7	?	W
<i>Amphiprion</i> sp.	1	60	2.0	?	W
<i>Dascyllus aruanus</i>	1	32	1.7	?	W
<i>Pomacentrus caeruleus</i>	2	28	3.9	?	W
<u>Labridae:</u> <i>Crenilabrus</i>	1	68	2.3	?	W
<i>Coris gaimard</i>	1	41	1.9	?	W
<i>Coris</i> sp.	1	45	1.9	?	W
<i>Stethogulis</i> sp. (?)	1	81	1.5	?	W
<i>Hemipteronotus taeniurus</i>	1	55	1.7	?	W

Tab. II

Oesophagus	"Haplochromis"		"Haplochromis"		"Haplochromis"		Haplotilapia retrodorsalis		Aulonocara nyassae		Sarotherodon mossambicus	
Färbung	S	B	S	B	S	B	S	B	S	B	S	B
PAS	4L	3L	4L	3L	4L	3L	4L	3L	4L	3L	4L	2L
AB 1.0	1B	O	2B	1B	O-2B	O	O-2B	O	2B	O	O	O
AB 2.5	3B	1-2B	4B	2B	4B	2B	4B	2B	3B	3B	2B	2B
AG 1.0	O	O	1Y	O	O-2Y	O	O-2Y	O	-	-	-	-
AG 2.5	4Y	2Y	4Y	2Y	3Y	1Y	3Y	1Y	2Y	1Y	3Y	2Y
AB 1.0/AG 2.5	3Y	2Y	3GY	2Y	4Y	2Y	4Y	2Y	3Y-3G	2GY	3Y-3G	1Y
AG 1.0/AB 2.5	4B	2B	3G	2B	4B	2B	4B	2B	3B	2G	3B	3B
AB 1.0/PAS	3L	2L	4dL	2L	4L	2L	4L	2L	3L	3L	3L	2L
AB 2.5/PAS	4dB	3dL	4dB	3dL	4dB	4dB	4dB	4dB	3dB	3dL	3dB	3B
shy/AB 2.5	1B	O	3B	O	O-1B	O	O-1B	O	1B	O	O	O
Sialidase/AB 2.5	4B	2B	3B	1B	3B	1B	3B	1B	2B	2B	1-2B	1-2B
Azur A pH 1	O	O	O	O	O	O	O	O	O	O	O	O
Azur A pH 2	O	O	O	O	O	O	O	O	O	O	O	O
Azur A pH 4	1BV	O	2B	O	O-1B	O	O-1B	O	2V	3B	1B	O
HID	1N	O	4N	O	1-2N	O	1-2N	O	1N	O	O	O
AF	2V	1V	3V	1V	2V	O-1V	2V	O-1V	O-2V	O-2V	1V	O
AB 5.8-0.2 m	2B	O	1B	O	3B	O	3B	O	2B	2B	2B	1B
AB 5.8-0.4 m	O	O	1B	O	O	O	O	O	1B	O	O	O
AB 5.8-0.8 m	O	O	O-1B	O	O	O	O	O	O	O	O	O
Interpretation	Su+Si	Si	Si	Si+Su	Si(+Su)	Si	Si(+Su)	Si	Su	Si	Si(+Su)	Si

Tab. III,1

Oesophagus	Hemichromis fasciatus		Hemichromis bimaculatus		Pelvicauchromis pulcher		Stroptilus maculatus		Pterophyllum scalare		Uaru amphiacanthoides	
Färbung	S	B	S	B	S	B	S	B	S	B	S	B
PAS	2L	2L	3L	3L	4L	2L	3L	3L	3L	3L	3L	2L
AB 1.0	2B	O	2B	O-1B	1B	O	1B	1B	1B	1B	O	O
AB 2.5	2B	2B	3B	3B	3B	2B	3B	3B	2B	2B	3B	1B
AG 1.0	-	-	-	-	-	-	1Y	1Y	O-1Y	O-1Y	-	-
AG 2.5	1Y	1Y	3Y	1Y	2Y	1Y	3Y	3Y	2Y	2Y	3Y	1Y
AB 1.0/AG 2.5	1Y	1Y	3Y	3G-1Y	3G+2Y	2B	3Y	3Y	3Y	3Y	2Y	1Y
AG 1.0/AB 2.5	O-1B	O-1B	3B	3B	3BG	2B	3dB	3dB	2-3B	2-3B	-	-
AB 1.0/PAS	3L	3L	3L	3L	3dB	3L	2dL	2dL	3L	3L	3dL	3dL
AB 2.5/PAS	3dL	3dL	4dB	4dB	4dB	3dB	4dB	4dB	4dB	4dB	3dB	2V
sHy/AB 2.5	O-1B	O-1B	2B	2B	O-2B	O	2B	2B	O	O	1B	O
Sialidase/AB 2.5	1B	1B	2B	2B	2B	2B	3B	3B	2B	2B	2B	1B
Azur A pH 1	O	O	O	O	O	O	O-1B	O-1B	O	O	-	-
Azur A pH 2	O	O	O	O	O	O	1B	1B	O	O	-	-
Azur A pH 4	O	O	1B	O	O-1B-V	O	3B	3B	O-1B	O-1B	-	-
HID	O	O	1N	O	O	O	O	O	O	O	1N	O
AF	1V	1V	1-2V	1-2V	1-2V	1V	2V	2V	1V	1V	2V	O
AB 5.8-O.2 m	1B	1B	3B	1B	2B	2B	2B	2B	2B	2B	2B	1B
AB 5.8-O.4 m	O	O	O	O	O	O	1B	1B	O-1B	O-1B	O	O
AB 5.8-O.8 m	O	O	O	O	O	O	O	O	O	O	O	O
Interpretation	Su+Si	Si	Su	Si(+Su)	Su(+Si)	Si	Si+Su	Si+Su	Si+Su	Si+Su	Su+Si	Si

Tab. III, 2

Oesophagus	Astronotus ocellatus		Regulidens pulcher		Cichlasoma severum		Microgaster latum		Cichlasoma biocellatum		Cichlasoma meeki	
Färbung	S	B	S	B	S	B	S	B	S	B	S	B
PAS	3L	3L	2L	2L	3L	1L	4L	2L	4L	4L	3-4L	3-4L
AB 1.0	O-1B	O-1B	O	O	1B	O	O	O	1B	1B	O	O-1B
AB 2.5	3B	3B	1-2B	1-2B	4B	2B	3B	2B	3-4B	3-4B	3B	3B
AG 1.0	O-1Y	O-1Y	-	-	-	-	O	O	2Y	1Y	-	-
AG 2.5	1-2Y	1-2Y	1Y	1Y	3Y	1Y	3Y	1Y	2Y	2Y	3Y	2Y
AB 1.0/AG 2.5	1-2Y	1-2Y	1Y	1Y	2Y	1Y	2Y	1Y	2Y	2Y	3Y-2G	2Y
AG 1.0/AB 2.5	3B	3B	1-2B	1-2B	3B	1B	2B	1B	3B	3B	3B	3B
AB 1.0/PAS	3L	3L	O-1L	O-1L	3dL	2L	3L	1L	3L	3L	3L	3L
AB 2.5/PAS	4dB	4dB	2B	2B	3B	3B	3dB	3dL	4dB	4dB	3dB	3dB
shy/AB 2.5	1-2B	1-2B	-	-	O-1B	O	O-1B	O-1B	1B	1B	O-2B	O-2B
Sialidase/AB 2.5	2B	2B	-	-	2B	2B	3B	1B	3B	3B	3B	3B
Azur A pH 1	O	O	-	-	O	O	O	O	O	O	O	O
Azur A pH 2	O	O	-	-	O	O	O	O	O	O	O	O
Azur A pH 4	1B	1B	O	O	1B	1V	1V	O	O-1B	O	O	O
HID	O-1N	O-1N	O	O	O-1N	O	1N	O	O-1N	O	O	O
AF	1V	1V	-	-	1V	1V	4V	O	2V	2V	2V	2V
AB 5.8-0.2 m	1B	1B	-	-	1B	1B	2B	1B	1B	1B	O-1B	O-1B
AB 5.8-0.4 m	O	O	-	-	1B	1B	1B	O	1B	O	O-1B	O
AB 5.8-0.8 m	O	O	-	-	O	O	O	O	O-1B	O	O	O
Interpretation	Si+Su	Si+Su	Si	Si	Su+Si	Si	Si	Si	Su+Si	Su+Si	Si	Si

Tab. III,3

Magen Färbung	"Haplochromis" prodromus		"Haplochromis" burtoni		Hoplotilapia retrodens		Aulonocara nyassae		Sarotherodon mossambicus	
	Kr	Ep	Kr	Ep	Kr	Ep	Kr	Ep	Kr	Ep
PAS	O-2L	1L	2L	2L	2L	1L	2L	O-1L	2L	2L
AB 1.0	1-3B	O	2B	O	2B	O	1-2B	O	2B	O
AB 2.5	2B	1B	2B	O	2B	O	1B	O-1B	1B	O
AG 1.0	2Y	-	3Y	O	1Y	O	-	O	-	O
AG 2.5	2Y	O	4Y	O	1Y	O	O-1Y	O	1Y	O
AB 1.0/AG 2.5	2G	?	2Y-G	O	O-1G	O	1-2B	O	2Y	O
AG 1.0/AB 2.5	2G	1B	2B-G	O	1G	O	1G	O	2G-B	O
AB 1.0/PAS	2GB	O-1L	3B	1L	2B	1L	2B	O-1L	3dL	1L
AB 2.5/PAS	4GB	O-1V	3B	1L	2B	2L	2B	O-1V	3dB	2Y
sHy/AB 2.5	2B	O	2B	O	1B	-	2B	O	2B	O
Sialidase/AB 2.5	2B	1B	1B	O	2B	O	1B	O-1B	2B	-
Azur A pH 1	O	O	O	O	O	O	O	O	O	O
Azur A pH 2	O	O	O	O	O	O	O	O	O	O
Azur A pH 4	O-2B	O	O	O	O	O	O-1B	O	O	O
HID	O-1N	O	O-1N	O	O-1N	O	O	O	O	O
AF	2V	O	3V	O	1V	O	O	O	O	O
AB 5.8-0.2 m	1B	1B	1B?	O	O-1B	1B	1B	O	1V	O
AB 5.8-0.4 m	O	O	1B	O	O	O	O	O	O	O
AB 5.8-0.8 m	O	O	O	O	O	O	O	O	O	O
Interpretation	Su	Si Spur	Su	NMPS Spur	Su	NMPS Spur	Su	Si Spur	Su	NMPS Spur

Tab. IV, 1

Magen Färbung	Hemichromis fasciatus		Hemichromis bimaculatus		Pelelitachro- mis pulcher		Pteroplus maculatus		Pterophyllum scalare		Uru amphila- canthoides	
	Kr	Ep	Kr	Ep	Kr	Ep	Kr	Ep	Kr	Ep	Kr	Ep
PAS	3L	2L	3L	O-1L	2L	O-1L	3L	3L	2L	2L	?	3L
AB 1.0	1B	O	O-1B	O	O-1B	O	O-1B	O	1B	O	?	O
AB 2.5	2B	O	1B	1B	1B	O	1B	2B	1B	2V	?	1B
AG 1.0	-	O	-	O	-	O	O	O	1Y	O	-	-
AG 2.5	O-1Y	O	O	O	O-1Y	O	1Y	1Y	1Y	O	-	-
AB 1.0/AG 2.5	1G	O	O	O	O-2B	O	1Y	1Y	1B	O	2B	O
AG 1.0/AB 2.5	1BG	O	O	O	O-2G	O	1B	1-2B	1BG	1B	-	-
AB 1.0/PAS	3L	2L	3L	O	3B	O-1L	O-1BL	1-3BL	2B	3L	1B	3L
AB 2.5/PAS	3BL	2dL	2V	O	3B	O-1V	3dB	1-3dB	2B	3V	3dL	3dL
shy/AB 2.5	1B	O	1B	O	2B	O	1B	1B	2B	O	1B	O
Sialidase/AB 2.5	1B	O-1B	-	O	-	1B	2B	2B	O	1B	1B	1B
Azur A pH 1	O	O	O-1B	O	O	O	O	O	O	O	-	-
Azur A pH 2	O	O	O	O	O-1V	O	1B	O	O	O	-	-
Azur A pH 4	O	O	1V	O	O-2V	O	2B	O	O	O	-	-
HID	O	O	O	O	O-1N	O	O	O	O	O	-	-
AF	1V	O	O	O	2V	O	1-2V	1V	1V	O	O	O
AB 5.8-0.2 m	1B	1B	1B	1B	3B	1B	1B	2B	1B	1B	1B	1B
AB 5.8-0.4 m	O	O	O	O	3B	O	O	2B	O	O	O	O
AB 5.8-0.8 m	O	O	O	O	3B	O	O	O	O	O	O	O
Interpretation	Su	NMPS Spur	Su	Si Spur	Su	NMPS Spur	Su	Si + NMPS	Su	Si Spur	Su	Si + NMPS Spur

Tab. IV, 2

Magen Färbung	Astronotus ocellatus		Aegidius pulcher		Cichlasoma severum		Cichlasoma nigroscilatum		Cichlasoma biocellatum		Cichlasoma meeki	
	Kr	Ep	Kr	Ep	Kr	Ep	Kr	Ep	Kr	Ep	Kr	Ep
PAS	2L	2L	O-1L	O-1L	2L	1L	4L	2L	3L	1L	3L	1L
AB 1.0	O	O	1B	O	2B	O	1B	O	O-1B	O	O-2B	O
AB 2.5	1B	2B	1B	O	1B	O-1B	1B	1V	O-1B	1V	2B	1B
AG 1.0	O	O	-	-	-	-	O	O	O	O	-	-
AG 2.5	O	O	-	-	1Y	O	1Y	O	1Y	O	1Y	O
AB 1.0/AG 2.5	O	O	1B	O	1Y	O	1B	O	1B	O	2B-G	O
AG 1.0/AB 2.5	O-1BG	2B	1BG	O	2BG	O	1G	1V	1G	O	2G	1B
AB 1.0/PAS	O	3L	1B	O	3dB	1L	1L	1V	2L	2L	3L-dB	1L
AB 2.5/PAS	O-1B	4dL	1B	1V	3dB	1V	2V	2V	2V	2V	2V	3V
sHy/AB 2.5	O	1B	-	-	2B	O	1B	O	1B	O	2B	O
Sialidase/AB 2.5	1B	3B	-	-	1B	1B	1B	1B	1B	1B	1B	1B
Azur A pH 1	O	O	-	-	O	O	1B	O	O	O	O	O
Azur A pH 2	O	O	-	-	O	O	O	O	O-1B	O	O	O
Azur A pH 4	O	O	O	O	O	O	-	-	1B	O	O	O
HID	O	O	O	O	O-1N	O	O	O	O	O	O	O
AF	O	O	-	-	2V	O	O-1V	O	O	O	2V	O
AB 5.8-0.2 m	O	O-1B	-	-	O-1B	O-1B	1B	1B	1B	1B	1B	1B
AB 5.8-0.4 m	O	O-1B	-	-	O	O	O	O	O	O	2B	O
AB 5.8-0.8 m	O	O	-	-	O	O	O	O	O	O	O-1B	O
Interpretation	Su	Si	Su	NMPS O-Spur	Su	Si Spur	Su	Si Spur	Su	Si Spur	Su	Si Spur

Tab. IV, 3

Darm Färbung	Hemichromis fasciatus		Hemichromis bimaculatus		Pelvicachromis pulcher		Etropius maculatus		Pterophyllum scalare		Uaru amphia- canthoides	
	Dp	Dd	Dp	Dd	Dp	Dd	Dp	Dd	Dp	Dd	Dp	Dd
PAS	3L	3L	3L	3L	4L	4L	3L	3L	3L	3L	3L	3L
AB 1.0	2B	2B	2B	2B	1B	2B	1B	1B	2B	2B	1B	1B
AB 2.5	3B	4B	3B	3B	3B	3B	3B	3B	3B	3B	3B	3B
AG 1.0	-	-	-	-	-	-	O-1Y	1Y	1Y	2Y	-	-
AG 2.5	3Y	3Y	3Y	3Y	3Y	4Y	2Y	2Y	3Y	3Y	3Y	3Y
AB 1.0/AG 2.5	3G-Y	3G	3G-Y	3G-Y	3YG	3Y-G	2G-Y	2G-Y	3Y	3G	3GY	3G
AG 1.0/AB 2.5	3B	3B	4B	4B	3B-G	3B-G	3B	3B	2B	2B	-	-
AB 1.0/PAS	3dL	3dL	4dL	4dL	3dB	3dB	3dL	3dL	3dL	3dL	3dL	3dB
AB 2.5/PAS	3B	3B	4dB	4dB	4dB	4dB	3dB	3dB	3dB	3dB	3dB	3dB
sHy/AB 2.5	2B	2B	3B	3B	3B	3B	3B	3B	2B	2B	2B	2B
Sialidase/AB 2.5	3B	2B	3B	3B	3B	3B	3B	3B	3B	3B	3B	3B
Azur A pH 1	O	O	O	O	O	O	O	O	O	O	-	-
Azur A pH 2	O	O	O	O	O	O	O	O	O	O	-	-
Azur A pH 4	O-1V	1-2V	2B	2B	1BV	O-2B	3B	3B	4B	4B	-	-
HID	O-1N	2N	3N	2N	2N	1-2N	2N	2N	O-2N	2N	O-1N	2N
AF	2V	2V	4V	4V	3V	3V	3V	3V	2V	2V	3V	3V
AB 5.8-0.2 m	O	O	2B	2B	2B	2B	4B	4B	2B	2B	2B	2B
AB 5.8-0.4 m	O	O	O	O	O-1B	O-1B	3B	3B	O-1B	O-1B	O-1B	O-1B
AB 5.8-0.8 m	O	O	O	O	O	O	O	O	O	O	O	O
Interpretation	Su	Su st.	Su	Su gl.	Su	Su schw.	Su	Su gl.	Su	Su st.	Su	Su st.

Tab. V, 2

Darm Färbung	Astronotus ocellatus		Aegidius pulcher		Cichlasoma severum		Cichlasoma nigrofascia- tum		Cichlasoma biocellatum		Cichlasoma meeki	
	Dp	Dd	Dp	Dd	Dp	Dd	Dp	Dd	Dp	Dd	Dp	Dd
PAS	3L	3L	3L	3L	4L	4L	3L	3L	3L	3L	3L	3L
AB 1.0	2B	2B	1B	1B	2B	2B	2B	2B	2B	2B	1-3B	1-3B
AB 2.5	3B	3B	3B	3B	3B	3B	3B	3B	3B	3B	3B	3B
AG 1.0	O-1Y	O-1Y	-	-	-	-	O-1Y	O-1Y	1Y	1Y	-	-
AG 2.5	2-3Y	2-3Y	3Y	3Y	3Y	3Y	3Y	3Y	3Y	3Y	3Y	3Y
AB 1.0/AG 2.5	3GY	3GY	2G-Y	2G-Y	3Y-G	3Y-G	3G-Y	3G	2G	2G	3Y-G	3G-B
AG 1.0/AB 2.5	3B	3B	3B	3B	3B	3B	3B	3B	3B	3B	3B	3B
AB 1.0/PAS	3dL	3dL	3L	3L	3dL	3dL	3dL	3dL	4dL	4dL	3L	3L
AB 2.5/PAS	4dB	4dB	3dB	3dB	3B+dB	3B+dB	4dB	4dB	4dB	4dB	4dB	4dB
sHy/AB 2.5	3B	3B	-	-	2B	2B	3B	3B	3B	3B	3B	3B
Sialidase/AB 2.5	3B	3B	-	-	2B	2B	3B	3B	3B	3B	3B	3B
Azur A pH 1	O	O	-	-	O	O	O	O	O	O	O	O
Azur A pH 2	O	O	-	-	O	O	O	O	O-1V	O-1V	O	O
Azur A pH 4	2B-V	2B-V	-	-	2V	2V	2V-B	2V-B	4B	4B-V	1B	1B
HID	2N	2N	3N	3N	3N	3N	2N	2N	2N	2N	2N	2N
AF	2V	2V	-	-	3V	3V	4V	4V	3V	3V	3V	3V
AB 5.8-0.2 m	2B	2B	-	-	O-1B	O-1B	2B	2B	2B	2B	1-3B	1-3B
AB 5.8-0.4 m	O-1B	O-1B	-	-	O-1B	O-1B	O-1B	O-1B	O	O	O-3B	O-3B
AB 5.8-0.8 m	O	O	-	-	O	O-1B	O-2B	O-2B	O	O	O-1B	O-1B
Interpretation	Su	Su gl.	Su	Su gl.	Su	Su gl.	Su	Su st.	Su	Su gl.	Su	Su st.

Tab. V, 3

LEGENDEN ZU DEN TAFELN

Abkürzungen zu Tafel I - III:

E	Oesophagus
I	Darm
S	Magen
SP	Sphincter
SP ₂	Sphincter zwischen Magen und Zwischenstück
Z	Zwischenstück
H	Haplochromis-Schlinge

Massstab = 1 mm

rostral = linke Seite der Fotografie

caudal = rechte Seite der Fotografie

Abkürzungen zu Tafel IV - VI:

Se	Serosa
Lm	Längsmuskulatur
Rm	Ringmuskulatur
Sm	Submucosa
Ba	Basalzellen
B	Becherzellen
S	Saumzellen
D	Deckzellen
Me	Magenepithelzellen
K	Magenkrypten
Dr	Magendrüsen
St	Stäbchensaum
De	Darmepithelzellen
Ep	Epithel

Tafel I:

1. *Hemichromis bimaculatus*. Stadium C.
Situs von dorsal; Vergr. 3,5 x.
2. "*Haplochromis*" *longirostris*. Stadium D.
Situs von dorsal mit *Haplochromis*-Schlinge. Vergr. 2 x.
3. *Symphysodon aequifasciata*.
Schleimhautrelief, Methylenblau-Negativfärbung.
Oesophagus, Magen, Sphincter, Darm mit stark gefälteltem
Muster. Vergr. 4 x.
4. *Cichlasoma biocellatum*.
Schleimhautrelief, Methylenblau-Negativfärbung.
Oesophagus, Magen, Sphincter, Darm. Vergr. 15 x.

Tafel II:

5. *Astatoreochromis alluaudi*.
Schleimhautrelief, Methylenblau-Negativfärbung.
Oesophagus mit niederen Längsfalten, Magen, Zwischenstück,
Sphincter, Darm. Vergr. 8 x.
6. "*Haplochromis*" *nigricans*.
Schleimhautrelief, Methylenblau-Negativfärbung.
Oesophagus, Magen, Zwischenstück, Darm, Sphincter 1
zwischen Darm und Zwischenstück, Sphincter 2 zwischen
Magen und Zwischenstück. Vergr. 8 x.
7. "*Haplochromis*" *nigricans*.
Schleimhautrelief, Methylenblau-Negativfärbung.
Magen in kontrahiertem Zustand. Vergr. 8 x.
8. *Sarotherodon mossambicus*.
Schleimhautrelief, Methylenblau-Negativfärbung.
Darm caudalster Teil, ausgeprägtes Zickzack-Muster.
Vergr. 17 x.

Tafel III:

9. *Cichlasoma severum*.
Schleimhautrelief, Methylenblau-Negativfärbung.
Darm caudaler Teil, enges Zickzack-Muster. Vergr. 14 x.
10. *Cichlasoma biocellatum*.
Schleimhautrelief, Methylenblau-Negativfärbung.
Darm caudaler Teil, enges Zickzack-Muster. Vergr. 10 x.
11. "*Haplochromis argens*".
Schleimhautrelief, Methylenblau-Negativfärbung.
Darm caudales Drittel, Zickzack-Muster; Epithel entfernt.
Vergr. 10 x.
12. "*Haplochromis*" *nigricans*.
Schleimhautrelief, Methylenblau-Negativfärbung.
Darm mittlerer Teil, flaches Zickzack-Muster. Vergr. 17 x.

Tafel IV:

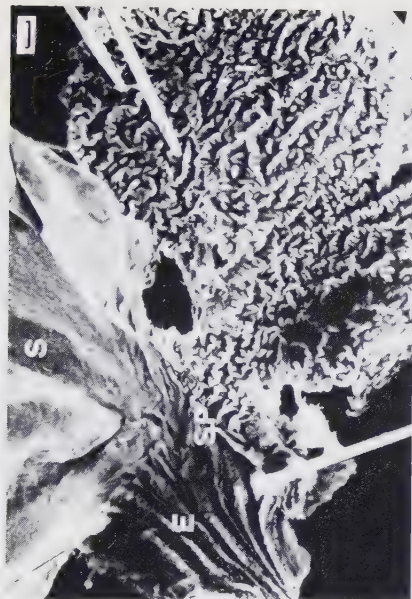
13. *Pterophyllum scalare*. Oesophagus.
Epithel, Submucosa, Längsmuskulatur, Ringmuskulatur, Serosa.
Alciangelb pH 2.5 - Hämalaun - Eosin. Vergr. 90 x.
14. "*Haplochromis*" *burtoni*. Oesophagus.
Epithel mit Becherzellen, Saumzellen, Deckzellen, Basalzellen; Submucosa.
Alciangelb pH 2.5 - Hämalaun - Eosin. Vergr. 750 x.
15. *Cichlasoma meeki*. Oesophagus.
Epithel mit Becherzellen, Saumzellen.
Alcianblau pH 2.5 - Hämalaun - Eosin. Vergr. 250 x.
16. *Hemichromis bimaculatus*. Oesophagus.
Epithel mit Becherzellen, Saumzellen, Deckzellen, Basalzellen; Submucosa.
Alciangelb pH 2.5 - Hämalaun - Eosin. Vergr. 350 x.

Tafel V:

17. *Hemichromis fasciatus*. Magen.
Magenepithel, Drüsenlager; Submucosa.
Alciangelb pH 2.5 - Hämalan - Eosin. Vergr. 350 x.
18. *Hemichromis fasciatus*. Magen.
Magenepithel, Magenkrypten, Drüsen.
Alciangelb pH 2.5 - Hämalan - Eosin. Vergr. 750 x.
19. *Cichlasoma meeki*. Magen.
Magenepithel, Magenkrypten; Submucosa; Muscularis.
Alciangelb pH 2.5 - Hämalan - Eosin. Vergr. 650 x.
20. "*Haplochromis*" *prodromus*. Magen.
Magenepithel, Magenkrypten, Drüsenlager; Submucosa;
Muscularis.
Alciangelb pH 2.5 - Hämalan - Eosin. Vergr. 500 x.

Tafel VI:

21. *Hoplotilapia retrodens*. Darm.
Darmepithelzellen mit Stäbchensaum, Becherzellen; Submucosa.
Alcianblau pH 1.0 - Alciangelb pH 2.5 - Hämalan - Eosin.
Vergr. 450 x.
22. *Hoplotilapia retrodens*. Darm.
Darmepithelzellen mit Stäbchensaum, Becherzellen; Submucosa.
PAS. Vergr. 450 x.
23. *Hoplotilapia retrodens*. Darm.
Darmepithelzellen mit Stäbchensaum, Becherzellen.
Alcianblau pH 2.5 - Hämalan - Eosin. Vergr. 1350 x.
24. *Hoplotilapia retrodens*. Darm.
Darmepithelzellen mit Stäbchensaum, Becherzellen, Submucosa.
Massonsche Trichromfärbung nach Goldner. Vergr. 900 x.



3

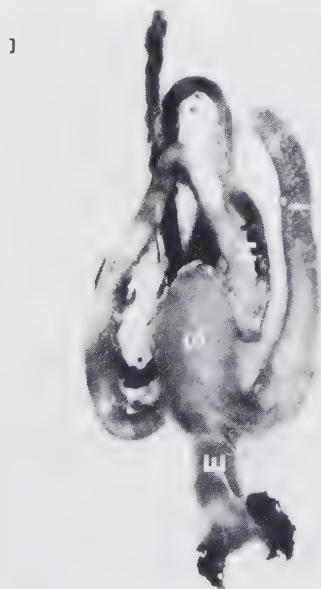


4

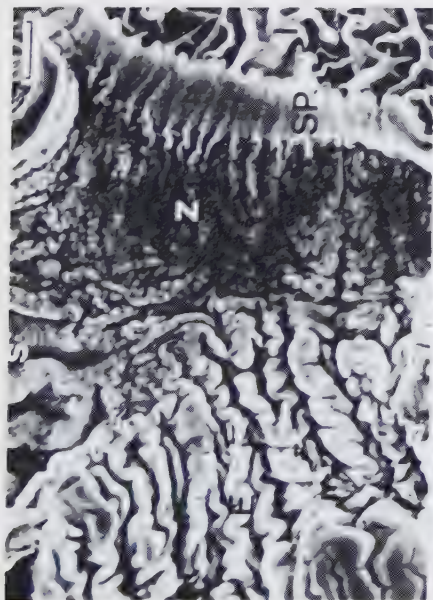
Tafel I



1



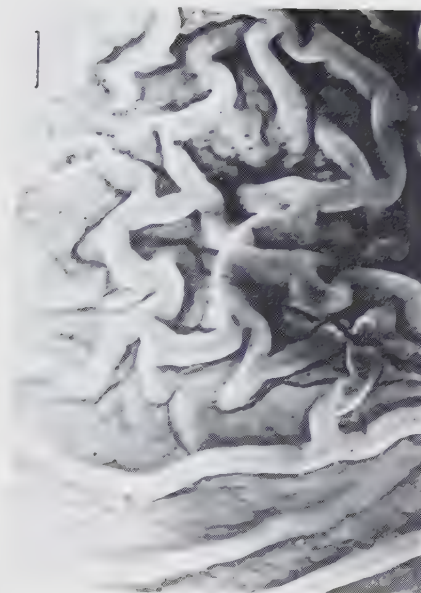
2



5



6



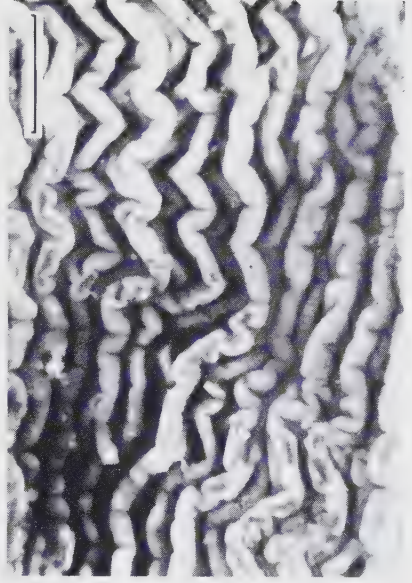
7



8



11



12



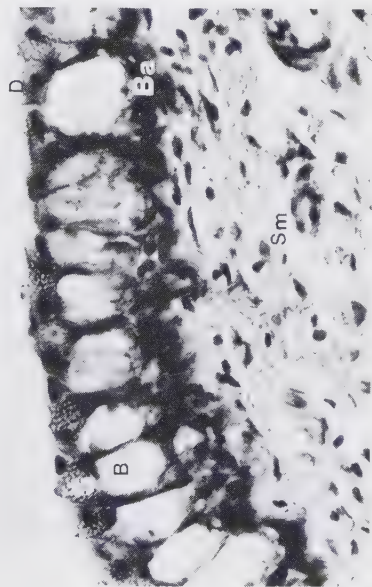
9



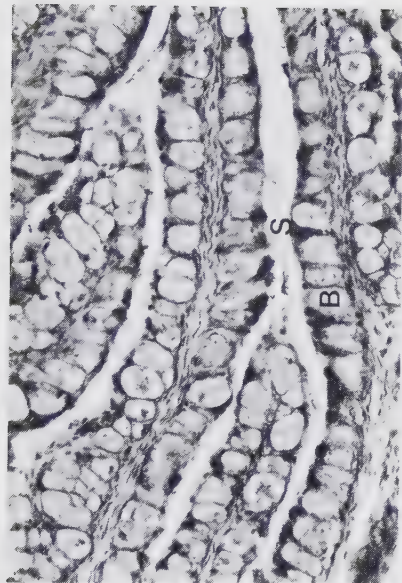
10



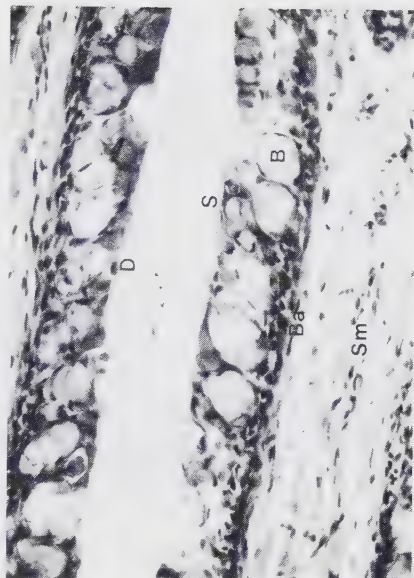
13



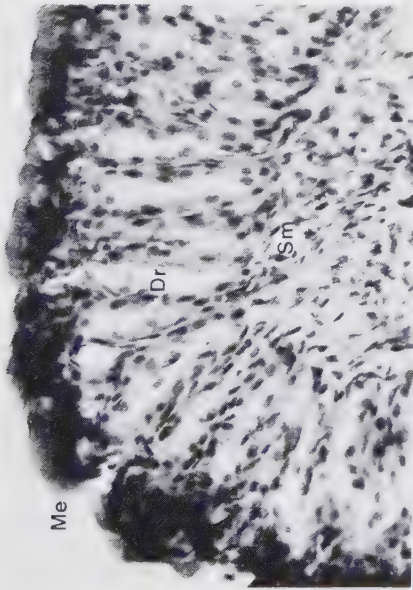
14



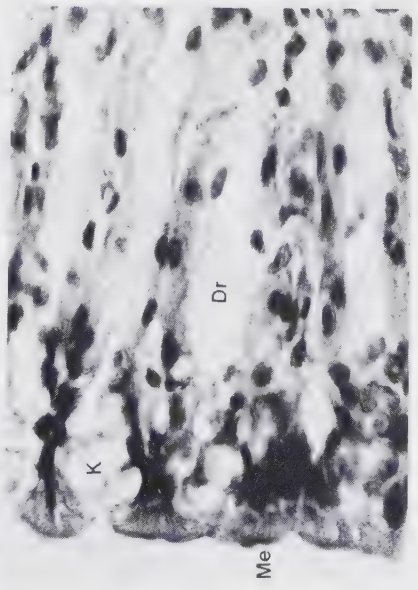
15



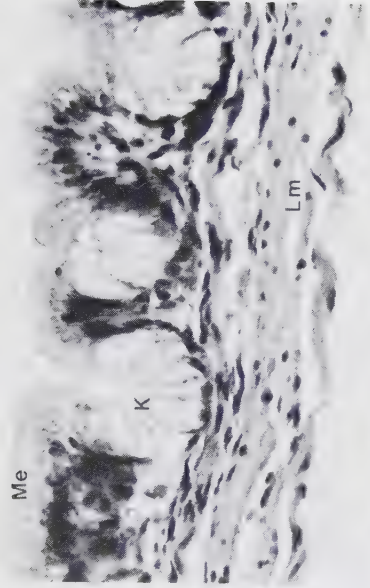
16



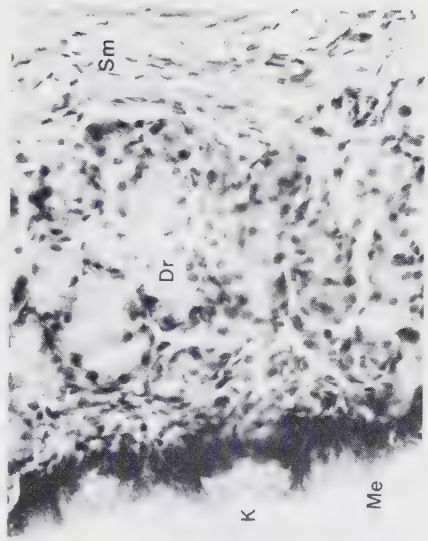
17



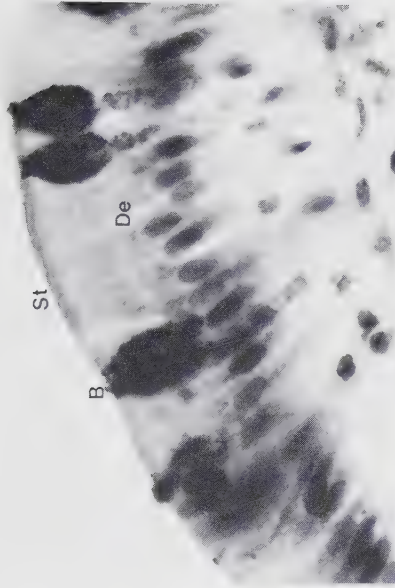
18



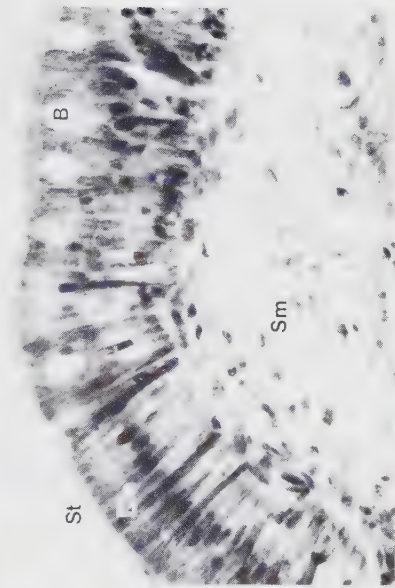
19



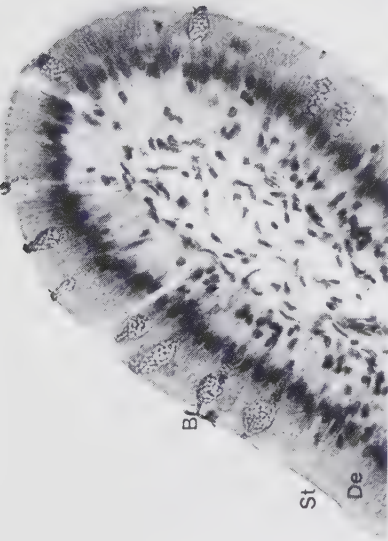
20



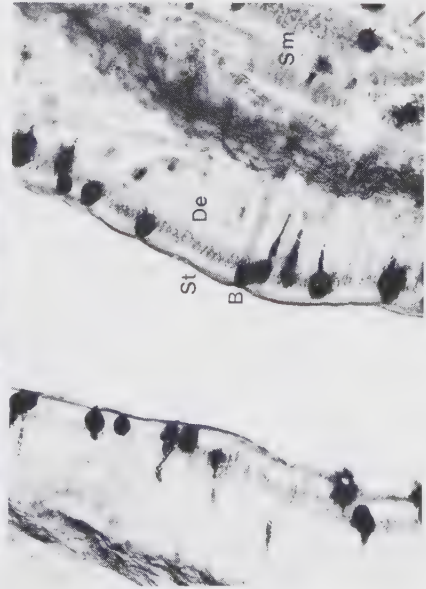
23



24



21



22

Curriculum vitae

Am 23. Oktober 1950 wurde ich, Felix Albert Zihler, als Sohn des Berthold Zihler und der Irene, geb. Reichlin, in Zürich geboren. Ich bin Bürger von Zürich und Mauensee/LU. Nach dem Besuch der Volksschule in Zürich trat ich im Frühling 1963 in die Kantonsschule Zürichberg ein, die ich bis zum Abschluss mit der Matura (Typ B) im Herbst 1969 besuchte. Im Herbst 1969 begann ich mit dem Studium der Biologie an der Universität Zürich, wo ich im Oktober 1975 mit dem Diplom als Naturwissenschaftler - Hauptfach Zoologie - abschloss.

Im Herbst 1975 begann ich mit der Arbeit an meiner Dissertation unter der Leitung von Herrn Prof. Dr. V. Ziswiler am Zoologischen Museum der Universität Zürich. Daneben erteilte ich an verschiedenen kantonalen Mittelschulen Biologieunterricht. Im Sommer 1980 erwarb ich das Diplom für das höhere Lehramt.

Während meines Studiums besuchte ich Vorlesungen und Kurse folgender Damen und Herren Dozenten: Bachofen, Batschelet, Biegert, Burla, Chen, Claude, Cook, Endress, Eugster, Gansser, Glaser, Greuter, Hagemann, Hediger, Hohl, Hünemann, Hunsperger, Jungen, Jungen-Hauschteck, Keller, Kubik, Kubli, Kuhn-Schnyder, Kummer, de Mendoza-Heuer, Nöthiger, Oswald, Pavoni, Rast, Rohweder, Sauter, Schächli, Schlittler, Schmid, Stüssi, Tardent, Thomas, Trümpy, dal Vesco, Wanner, Wehner, Woodtli und Ziswiler.

